# Theoretische und experimentelle Beiträge zur Kenntniss der Amitose.

## I. Abschnitt.

Von

**Waldemar v. Wasielewski.**

Mit 1 Tafel.

**Habilitationsschrift**

der

Philosophischen Facultät der Universität Rostock

eingereicht.

**Leipzig**

Gebrüder Borntraeger

1902

# Theoretische und experimentelle Beiträge zur Kenntniss der Amitose.

**I. Abschnitt.**

Von

**Waldemar v. Wasielewski.**

Mit 1 Tafel.

---

**Habilitationsschrift**

der

Philosophischen Facultät der Universität Rostock

eingereicht.

ACAD
MEDICA
ROST.

---

**Leipzig**

Gebrüder Borntraeger

1902

Referent:

**Professor Dr. Falkenberg.**

## I. Einleitung. — Historisches.

1.

Lange Zeit wenig beachtet und schattenhaft zog sich durch die Compendien, in denen die Beschreibung der indirecten Kerntheilung, der sog. Mitose oder Karyokinese, einen immer grösseren Raum beanspruchte, die Angabe, dass noch andere, mindestens noch eine andere Theilungsform für Zellkerne bekannt sei, die directe Kerntheilung, mit einem von dem Wort Mitose abgeleiteten Namen auch Amitose benannt.

In einem modernen Lehrbuch der Botanik, Zoologie oder Physiologie begegnen wir beziehentlich der Amitose wenigen kurzen, im Grossen und Ganzen übereinstimmenden Thatsachenangaben.

Strasburger[1]) erwähnt, dass die Amitose möglicher Weise die ursprüngliche Form der Kerntheilung sei, dass sich bei den niedersten Organismen Uebergänge von ihr zur Mitose nachweisen liessen, dass sie dagegen bei den höheren Pflanzen nur vereinzelt anzutreffen und dort als reducirter, wohl auch seniler Vorgang aufzufassen sei. Er beruhe z. B. in den alten Zellen von *Chara* oder *Tradescantia* auf einem Durchschnürungsvorgange, welcher oft nicht zu Ende geführt werde, bisweilen auch ungleich grosse Theilstücke liefere; eine ihm nachfolgende Zelltheilung endlich, wie bei der Mitose stets eintritt, habe hier nicht statt.

Hertwig (in seinem Werke „Die Zelle und die Gewebe")[2]) widmet ebenfalls der Amitose einen kurzen Abschnitt. Sie kommt

1) Strasburger, Noll, Schenck, Schimper, „Lehrbuch der Botanik", 4. Aufl., p. 71.

2) Band I, p. 166.

danach „bei einigen wenigen Zellarten“ vor und verläuft „mehr in der von älteren Histologen schematisch dargestellten Weise“, also durch einfache Zerschnürung. Hertwig bespricht sodann den fraglichen Vorgang genauer für die Lymphkörperchen, bei denen übrigens, was von Interesse ist, häufig „der Kerntheilung die Zelltheilung auf dem Fusse“ folgt. Weiterhin thut er ihres Vorkommens in Riesenzellen Erwähnung, einem Falle, dem übrigens in neuester Zeit durch Molliard[1]) und mehrere andere Autoren (Tischler, Shibata u. a.) analoge Beispiele aus dem Pflanzenreiche an die Seite gesetzt worden sind.

Es werden sodann Epithelzellen als weiterer Fundort für Amitosen angegeben und eines Specialfalles, der mit Durchlöcherung des Kernes beginnt, in dem lymphoiden, die Amphibienleber überziehenden Gewebe gedacht. Als Beispiele aus dem Pflanzenreich führt Hertwig unter Beziehung auf Strasburger die beiden oben genannten *(Chara* und *Tradescantia)* auf, endlich giebt er an, dass auch im Protistenreich Vermehrung der Kerne durch Abschnürung vorkommt.

Verworn[2]) endlich behandelt als typisch die amitotischen Theilungen von Amöben, die denjenigen der Leucocyten durchaus ähneln.

Aus diesen Angaben so bekannter Lehrbücher lässt sich der Schluss ziehen, dass der Amitose von der Mehrzahl der Forscher keine sonderliche Bedeutung zugeschrieben wird.

So ist sie denn auch bis in die neueste Zeit sehr stiefmütterlich behandelt worden, nachdem auf die complicirtere und zu theoretischen Folgerungen verlockendere, dabei mehr verbreitete Theilungsform der Mitose die allgemeine Aufmerksamkeit gelenkt worden war. Dieses geschah vornehmlich durch die epochemachenden Arbeiten Strasburger's[3]), Hertwig's[4]), Bütschli's[5]),

---

1) Molliard, „Sur quelques caractères histologiques des cecidies produites par l'Heterodera radicicola Greef. Revue générale de Botanique I, XII (1900).

2) Verworn, Allgemeine Physiologie, 3. Aufl., p. 201.

3) Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung“ (1875, 3. Aufl. 1880).

4) O. Hertwig, Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies.“ Morph. Jahrb., Bd. I, III, IV (1875, 1877, 1879).

5) Bütschli, „Studien über die ersten Entwickelungsvorgänge der Eizelle, Zelltheilung und Conjugation der Infusorien.“ Abhandl. der Senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft (1876).

Fol's[1]), denen sich Flemming[2]), van Beneden[3]), Boveri[4]) und viele andere anschlossen.

2.

Da eine ausführliche historische Behandlung des Themas an dieser Stelle zu weit führen würde, beschränke ich mich auf die kurze Angabe einiger Hauptpunkte.

Nachdem zunächst aus verschiedenen Gründen die Vorstellung herrschend gewesen war, dass die Zellkerne sich auf dem Wege directer Theilung allgemein vermehrten (nach dem sog. Remak'schen Schema), gewinnt ungefähr vom Jahre 1880 ab die Mitose mehr und mehr die führende Rolle in den diesbezüglichen Anschauungen.

Zwar konnte in einer Zeit, in welcher der blosse Nachweis des Kernes bei z. Th. hochorganisirten Thallophyten als Resultat ausgedehnter Arbeiten angeführt wurde[5]), über die Verhältnisse, die bei der Theilung dieses Gebildes obwalten, keineswegs etwas Abschliessendes gesagt werden.

Aber während beispielsweise Schmitz im Jahre 1879 der directen Kerntheilung neben der indirecten das Wort redet, indem er niederschreibt: „Während dieser Theilung (es handelt sich um Zellkerne der Siphonocladiaceen) war niemals eine faserige Differenzirung im Innern des Zellkernes, wie solche sonst bei der Kerntheilung so vielfach auftritt, zu erkennen", beginnt — zufällig auf der nächsten Seite desselben Bandes[6]) — der Bericht eines Vortrages von A. v. Hanstein „über die Gestaltungsvorgänge in den Zellkernen bei der Theilung der Zellen", der schon durchaus den

---

1) Fol, Die erste Entwickelung des Geryonideneies". Jenaische Zeitschr., Bd. VII (1873). — Ders., „Sur le commencement de l'hénogénie". Archives des sciences phys. et naturelles. Genève (1874).

2) Flemming, „Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung" (1882).

3) van Beneden, „Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire". Archives de biologie, Vol. IV (1883).

4) Boveri, „Zellenstudien", Jenaische Zeitschr. (1887, 1888, 1890).

5) z. B. von Schmitz, „Untersuchungen über die Structur des Plasmas und der Zellkerne der Pflanzenzellen. Sitzungsber. d. niederrhein. Gesellschaft in Bonn, Bd. 37 (1880), wo ein Satz anfängt: „Wenn somit auch durch die Beobachtungen der letzten Zeit eine immer weitere Verbreitung des Zellkernes in den pflanzlichen Zellen nachgewiesen werden konnte" etc.

6) Sitzungsberichte der niederrhein. Gesellschaft, Bd. 36 (1879), p. 145. Der genaue Titel ist: „Verhandlungen des naturhistorischen Vereins der preussischen Rheinlande und Westfalens."

Erscheinungen der Mitose gewidmet ist. Und die hier im Anfange ohne jeden Vorbehalt gemachte Angabe, dass die Annahme eines einfachen Zerklüftens der Kernmasse nach vorhergehender Theilung des Kernkörperchens unrichtig sei, die gegen Schluss als Problem aufgeworfene Frage, „ob man wird mehrere Typen von Theilungsvorgängen bestimmt unterscheiden können?“ scheinen darauf hinzuweisen, dass das alte Schema der Kern- und Zelltheilung schnell den Augen der Forscher entschwinden würde.

Thatsächlich sind von hier an Arbeiten, die neue Beiträge zur Kenntniss der Amitose brachten, bis auf die neueste Zeit hinab selten und vereinzelt, während über Verfolg und Ausbau der Mitosenlehre die Arbeiten reihenweise vorliegen.

Vorerst freilich war die Ueberzeugung einer immerhin ziemlich grossen Verbreitung der Amitose mindestens bei niederen Lebewesen noch vorhanden. Das Nebeneinander zweier anscheinend so verschiedener Arten der Kerntheilung führte naturgemäss bald zu einer Discussion darüber, ob es sich hier um die beiden Enden einer durch Zwischenglieder zu verbindenden Entwickelungsreihe handle oder um zwei fundamental von einander verschiedene Processe.

Damals musste die erstere Anschauungsweise zunächst in Betracht kommen, schon weil jeder Forscher früher ein ganz allgemeines Vorkommen der Amitose angenommen hatte. Ruhige Beobachter, wie Schmitz, traten somit auch durchaus hierfür ein. In seiner Arbeit: „Ueber die Structur des Protoplasmas und der Zellkerne bei Pflanzenzellen“ [1]) stellt er eine von den Amitosen bis zu den Mitosen über Zwischenformen (längsstreifige Differenzirungen im Chromatin) fortlaufende Reihe auf. Er schliesst: „Die einzelnen geschilderten Formen der Kerntheilung weisen manche beträchtliche Unterschiede auf. Dennoch aber sind sie, wie mir scheint, durch eine Reihe von Uebergangsformen so enge untereinander verbunden, dass sie nicht als durchaus heterogene Vorgänge betrachtet werden können, sondern nur als Modifikationen eines und desselben Vorganges“.

Aber schon vier Jahre vorher, im Jahre 1876, hatte van Beneden [2]) scharf zwischen eigentlicher Kerntheilung (division nucléaire), die der Mitose entspricht, und einer „fragmentation du

1) Berichte der niederrhein. Gesellsch., Bd. 37 (1880), p. 159.

2) van Beneden, Recherches sur les Dicyémides. Bruxelles (1876).

noyau", die nichts weiter zu bedeuten habe als die blosse Formveränderung eines Kernes, unterschieden wissen wollen. Ihm schliesst sich 1880 Treub[1]) an, der schon so weit geht, zu sagen: „En tous cas, si même l'on trouve un jour, chez les organismes inférieurs ou bien dans des cas anormaux ou pathologiques, des formes de transition entre la division et la fragmentation, les deux phénomènes typiques n'en resteront pas moins essentiellement différents. Il importe d'insister sur ce point; M. Fr. Schmitz ne semble pas avoir saisi cette différence essentielle."

Mehr als 20 Jahre, die seitdem verflossen sind, haben nicht vermocht, eine einheitliche Auffassung hierüber zu Wege zu bringen. Trotz der theoretischen Gründe, die für eine Entwickelung der Mitose aus der Amitose sprechen — dass die Kernvermehrung gleich mit Mitosen begonnen habe, ist im Grunde so unwahrscheinlich, als dass die ersten Organismen Säugethiere oder Phanerogamen gewesen seien —, sind doch andererseits bis in die letzte Zeit Arbeiten erschienen, in denen die Mitose als ein von der Amitose principiell verschiedener Vorgang aufgefasst wird.

So sagt beispielsweise Hegler in seiner 1901 erschienenen Arbeit über die Cyanophyceenzelle[2]) über diesen Punkt Folgendes: „Aus diesen Resultaten geht hervor, dass Mitose und Fragmentation zwei physiologisch völlig von einander verschiedene Vorgänge sind und dass es auch, wie man zum Theil auf zoologischer Seite glaubt, keinerlei allmählichen Uebergang von einem zum anderen Theilungsmodus geben kann."

Diese Behauptung einer principiellen Verschiedenheit von Mitose und Amitose muss consequenterweise zu einer verschiedenen Werthschätzung beider Vorgänge führen; in diesem Sinne fährt denn auch Hegler fort: „Die Mitose ist somit der einzige Vorgang, durch welchen der Kern unter Erhaltung seiner potentiellen Eigenschaften getheilt wird, denn mit der Fragmentation desselben sehen wir stets und in allen Fällen ohne Ausnahme den Verlust der Regenerationsfähigkeit Hand in Hand gehen."

Auf einige weitere Consepuenzen gehen wir später ein, hier gilt es die Frage zu beantworten, wie das in dem letzten Satze

1) Treub, Notice sur les noyaux des cellules végétales. Archives de Biologie, T. 1 (1880).

2) Hegler, Untersuchungen über die Organisation der Phycochromaceenzelle. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVI (1901).

Heglers formulirte Dogma zu Stande kommen konnte, ein Dogma, welches, wie bekannt, viele Anhänger hat.

Dieses leitet uns zu einigen Betrachtungen theoretischer Art über Mitose und Amitose herüber.

## II. Theoretisches.

### 1.

Das Mitosendogma — man erlaube uns diesen Ausdruck, seine Berechtigung wird sich erweisen — verdankt seine Entstehung zunächst einer unvollständigen Induction.

Da in Bildungsgeweben höherer Pflanzen und Thiere fast ausnahmslos nur die Theilungsform der Mitose zur Beobachtung kam, nahm man an, dass das Gleiche für alle Lebewesen Geltung habe, haben müsse. Dies war irrig, wir werden weiter unten zeigen, dass bei vielen niederen Organismen neuerdings regelmässige amitotische Theilungen beobachtet und beschrieben worden sind.

Zweitens hat man — mit viel mehr Recht — die Mitose in Verbindung gebracht mit einer Ansicht, die durch die gewichtigen Gründe und Stimmen, die sie stützen, fast die Bedeutung einer Thatsache erhalten hat.

Wir meinen die zuerst durch Strasburger und O. Hertwig in Arbeiten der achtziger Jahre genau formulirte Anschauung, dass der Kern der Träger der erblichen Eigenschaften sei.

Die Mitose tritt zu dieser Theorie in ein doppeltes Verhältniss, sie findet Erklärung und wird Beweis.

Enthält der Kern die Erbmasse, so ist bei der Theilung desselben eine möglichst genaue Halbirung vonnöthen. Der Sinn der complicirten Substanzumlagerungen, wie sie die Mitose aufweist, ist eben diese genaueste Halbirung[1]).

Umgekehrt: die genaue Halbirung eines Theiles der Zellsubstanz erweckt und stützt die Vorstellung, dieser Theil — eben der Kern — enthalte in sich die Arteigenschaften, da diese es sind, die in gleichem Maasse jeder Zelle mitgetheilt werden müssen. Dies ist der zweite Beweis der Strasburger-Hertwig'schen Theorie.

Wenn sich nunmehr zeigen lässt, dass die Mitose auch bei höheren Pflanzen unter Umständen durch die Amitose völlig ersetzt

1) Dieses hat besonders Roux betont. Roux, „Ueber die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren." Leipzig (1883).

werden kann, so entsteht die doppelte Frage: Muss für die Mitose eine andere Erklärung gesucht werden als die bisher angenommene obige? und: können die Erscheinungen der Mitose auch ferner noch als Stütze der Strasburger-Hertwig'schen Theorie gelten?

Die bisherige Erklärung der Mitose kann offenbar bestehen bleiben, wenn sich Gründe dafür geltend machen lassen, dass sie, wenngleich nicht schlechterdings, nicht absolut erforderlich, doch im allgemeinen nützlicher für gewisse — möglicherweise die überwiegende Mehrzahl — Organismen sei als die directe Kerntheilung. Ihre Bedeutung würde damit zu einer zwar relativen, bliebe aber mit dieser Einschränkung bestehen.

Ihre Beweiskraft für die Kernerblichkeitstheorie erlitte unter obiger Voraussetzung ebenfalls eine Beschränkung, jedoch keine völlige Aufhebung. Da die Mitose durchaus nicht der, sondern nur ein Beweis dieser Theorie ist, so wird diese selbst durch unsere Erörterungen nicht weiter berührt.

Ist es nun denkbar, die Gleichung Kernmasse = Erblichkeitsmasse als genügend erwiesen vorausgesetzt[1]), dass eine genaueste (mitotische) Halbirung in einem Falle nothwendiger erscheint als in einem anderen? Dass also die Mitose im Organismenreich so grosse Bedeutung gegenüber der Amitose erlangte, weil sie die bessere, exactere, nicht aber weil sie die einzig brauchbare, die einzig mögliche Theilungsform war?

Wir glauben allerdings, dass dem so ist. Es sprechen von vornherein mindestens zwei verschiedene Gründe dafür, dass bei niederen Organismen keine so minutiös genaue Halbirung der Erblichkeitsmasse nöthig ist als bei höheren. Diese Gründe wollen wir zunächst einer näheren Betrachtung unterziehen.

## 2.

Man wird nicht annehmen, dass ein Ganzes durch irgend einen Theilungsprocess der Welt mit wirklicher (mathematischer) Genauigkeit halbirt werden könne. Es kann also auch die Mitose nur annähernd gleiche Hälften ergeben. Ist dem aber so, dann besteht zwischen ihr und der Amitose, ein wie grosser auch immer, doch in dieser Beziehung nur quantitativer Unterschied, denn der

1) Zum mindesten ist sie noch nicht widerlegt. Gewisse Bedenklichkeiten erörtert Verworn, Allg. Physiologie (3. Aufl., p. 529—533).

Amitose in lebenskräftigen Zellen geht stets, wie wir sehen werden, eine Halbirung der Nucleolarsubstanz voraus, und somit werden auch bei ihr die beiden Hauptbestandtheile des Kernes, Gerüstwerk und Nucleolarsubstanz, auf die entstehenden Tochterkerne vertheilt. — In letzter Instanz muss ja auch bei der Mitose zu directen Theilungen gegriffen werden: die Chromosomen resp. die Chromatinscheibchen derselben theilen sich doch wohl „direct". Der Beweis aber, dass die letzteren in ihrer Masse absolut homogen seien, ist, wenn überhaupt möglich, so jedenfalls noch nicht geführt. Ja, die Schwierigkeit einer ganz genauen Halbirung würde sogar — in homöopathischer Verdünnung freilich — wieder vorliegen, wenn in jedem einzelnen solchen Scheibchen eine der Karyokinese analoge, möglichst genaue Halbirung je wahrscheinlich zu machen wäre.

Gleich Null kann also der Fehler nicht werden, und Amitose wie Mitose stehen in dieser Hinsicht der Natur der Sache nach auf derselben Leiter, wenngleich auf sehr verschiedenen Stufen.

Ein solcher Fehler kann jedoch praktisch durch seine Kleinheit verschwinden, zunächst für die einzelne Theilung. Zwei Tochterzellen *a* und *b* werden unmerklich verschieden sein hinsichtlich der Erbmassenvertheilung. Nun wiederholen sich aber die Theilungen und mit ihnen die Fehler, und, wie dies nicht anders sein kann, für einen Theil der neuen Zellen im gleichen Sinne. Hierdurch müssen nothwendig im allgemeinen Zellen derselben Pflanze, die durch eine grosse Reihe von Zellgenerationen getrennt sind, einander ungleicher sein als solche, zwischen denen nur wenige Theilungen einzuschalten sind.

Auf die Bedeutung solcher Summirungen kleinster Fehler aufmerksam zu machen, erscheint beinahe unnöthig. Um eine Taschenuhr, die nach einer Woche um eine Minute nachgeht, zu reguliren, muss jede Sekunde, die sie angiebt, um $^1/_{10080}$ ihrer Dauer verkürzt werden.

Ginge also die Zelltheilung ins Unbegrenzte fort, so würden die Abweichungen so gross werden, dass bedeutende Störungen einträten. Hier aber wird eine Grenze gezogen durch die eintretende Befruchtung, die Copulation zweier Zellen unter Reduction der Kernmasse auf die Hälfte ihres Volumens. Letzteres muss überall geschehen, da andernfalls die Kernmasse in geometrischer Progression wachsen würde, was nach kürzester Frist zu den unmöglichsten Zuständen führte.

Weit davon entfernt, jedes Räthsel des Grundphänomens aller geschlechtlichen Vorgänge, der Copulation zweier Zellen, gelöst zu haben, können wir doch den von den besten Kennern desselben (Darwin, Spencer, Strasburger, Hertwig u. a.) aufgestellten Satz als wohlbegründet ansehen, den Hertwig[1]) kurz folgendermassen formulirt: „Wenn die geschlechtliche Zeugung eine Vermischung der Eigenschaften zweier Zellen ist, so muss sie Mittelformen liefern."

Ein Theil des Wesens der Befruchtung beruht also fraglos auf einem Ausgleich, dem Ausgleich individueller Eigenschaften. Individuelle Eigenschaften aber sind Entwickelungsansätze, die bei ungehemmter Weiterentfaltung zu Abnormitäten, sodann zur Degeneration führen würden[2]).

Wir erinnern an den Fall, in dem eine solche Degeneration in Folge fortgesetzter vegetativer Vermehrung, wenn die Copulation künstlich verhindert wird, unweigerlich eintritt, an den Fall der Infusorien[3]).

Nach dem eben Ausgeführten wird man unseren ersten Grund, dass niedere Organismen die gröbere Kernhalbirung durch Amitose eher ertragen könnten als höhere, leicht errathen. Die Befruchtung, der Ausgleich der anwachsenden individuellen Abweichungen der jüngsten Zellen, findet bei ihnen nach einer oft unvergleichlich viel geringeren Anzahl von Theilungen statt wie bei den höheren Lebewesen.

---

1) „Zelle und Gewebe" I, p. 255.

2) Wir wollen nicht unerwähnt lassen, dass einzelne Fälle bekannt scheinen, wo die immer fortgesetzte vegetative Vermehrung nie von einer Befruchtung unterbrochen wird. Bei den Bakterien und den Spaltalgen ist es so, soweit wir wissen, und ebenso ist die bei höheren Pflanzen vorhandene rein vegetative Vermehrung durch Absenker, Brutknospen, Ausläufer, Knollen etc. vielleicht unbegrenzt lange möglich, ohne dass je Degeneration eintritt. — Hier aber wie überall darf uns die Mangelhaftigkeit unserer derzeitigen Erkenntniss so geheimnissvoller Vorgänge wie die Befruchtung nicht zur Missachtung von Deutungen verleiten, die sich uns aus dem Gros der Erscheinungen mit zwingender Gewalt aufdrängen, Deutungen, die, wenn auch nicht der Weisheit letzten Schluss, so doch eine Fülle von Gedankenarbeit enthalten, die nie verloren sein kann.

3) Bütschli, „Ueber die ersten Entwickelungsvorgänge der Eizelle, Zelltheilung und Conjugation der Infusorien." Abhandl. der Senckenberg. Gesellsch., Bd. X (1876). — R. Hertwig, „Ueber die Conjugation der Infusorien." Abhandl. d. bayr. Acad. d. Wissensch., II. Cl., Bd. XVII (1889). — Maupas, Le rajeunissement caryogamique chez les ciliés. Arch. d. Zool. expér. et génér., 2. sér., vol. VII. — Vergl. auch O. Hertwig, Zelle und Gewebe, Bd. I, p. 212.

Eine *Spirogyra* bildet einen Faden von 20, 50, vielleicht 100 Zellen. Tritt Befruchtung ein, so ist jede dieser Zellen zur Copulation befähigt. Das Infusorium *Leucophrys* liefert nach Maupas etwa 300 Generationen durch vegetative Vermehrung, dann tritt in der ganzen Masse der Individuen Conjugation auf. Bei anderen Formen ist es schon nach wenig mehr als hundert Generationen ebenso. Was bedeuten aber diese paar Dutzend Zellgenerationen gegen die Millionen von Theilungen, die in der phanerogamen Pflanze, im hochentwickelten Thier verlaufen, bis endlich Ei und generativer Pollenkern beziehungsweise Spermatozoon zur Copulation, zum Ausgleich aufeinander treffen! Dort ein gröberer Fehler, aber wenig oft wiederholt, hier ein geringerer, aber in desto häufigerer Wiederholung — die Summe muss in beiden Fällen ähnlich gross sein.

Es giebt aber noch einen zweiten Grund dafür, dass die gröbere Theilungsform der Amitose bei niederen Organismen genügen könnte, wenn auch die genauer theilende Mitose für die höheren erforderlich wäre[1]).

Derselbe beruht auf der Thatsache, dass die Zelle eines höheren Organismus bei der Theilung eine ausserordentlich viel grössere Anzahl von Eigenschaften ihren Descendenten zu übermitteln hat als die eines niederen. Die Grösse der Kerne nimmt keineswegs verhältnissmässig mit der Anzahl der Eigenschaften, die sie enthalten, zu. (Die grössten, bis 0,5 mm im Durchmesser haltenden Kerne weisen gewisse Radiolarien auf.) Es muss also die Kernsubstanz bei den höheren Organismen viel differenzirter sein, weil in einer etwa gleichen Menge viel mehr Eigenschaften, in welcher Art und Weise auch immer, vertreten sein müssen. Damit scheint denn auch eine höhere Nothwendigkeit möglichst genauer Theilung für diese Fälle erforderlich.

Man denke sich beispielsweise 100 Glasperlen, je 25 rothe, blaue, weisse, grüne, gut durchgeschüttelt und dann den Haufen direct mit einem Stabe in zwei Hälften getheilt, so werden voraussichtlich in jeder derselben alle vier Perlensorten vertreten sein. Denken wir uns aber in den 100 Perlen fünfzig Farb- oder Formnüancen vertreten, sodass immer nur zwei Perlen der gleichen Sorte

1) Um mehr als die Möglichkeit handelt es sich zunächst hierbei nicht. Im übrigen wolle man bedenken, dass die Angaben über regelmässiges Vorkommen von Amitosen bei niederen Organismen sich stetig mehren, sodass die obigen Ausführungen doch auch des reellen Hintergrundes nicht ermangeln dürften (vergl. d. nächst. Abschn.).

angehörten. Dann wird eine so einfache Theilung zu zwei qualitativ durchaus ungleichartigen Hälften führen, wie ohne Weiteres klar ist. Hier müsste vielmehr, um gleiche Hälften zu liefern, ein Sonderungsprocess bei der Theilung mitwirken.

Um unser Gleichniss auf die Zelle beziehungsweise den Zellkern anzuwenden, hätten wir natürlich zuerst mit einem — grossen — Factor zu multipliciren.

Dass im übrigen wirklich jeder Zelle die Gesammtsumme der Eigenschaften des ganzen Organismus im Theilungsprocess übertragen wird, ist ja sicher. Wäre es anders, so wäre jede Erhaltung der Species ein Unding, denn nicht erst die Nachkommen, sondern jeder vielzellige Organismus würde ausarten. Es bedarf also für den Satz kaum der vorhandenen Thatsachenbeweise, dass unter günstigen Umständen jeder Zellcomplex das Ganze regeneriren kann[1]).

3.

Wenn solche Betrachtungen zunächst vom rein theoretischen Standpunkt aus das Vorurtheil gegen die Amitose, wie es sich etwa in dem Satze vom Rath's ausspricht, der eine Zelle mit der ersten amitotischen Theilung ihr Todesurtheil unterzeichnen lässt, zu erschüttern geeignet erscheinen, so erhalten sie doch eine reellere Bedeutung erst durch Erfahrungen, die über ein regelmässiges Vorkommen nicht mitotischer Theilungen bei gewissen Organismen gemacht sind.

Solche Erfahrungen liegen für verschiedene Pilze und Algen, vornehmlich aber für Protozoen vor. Das Studium der Einzelligen, das schon so viele Dienste zur Erkenntniss grundlegender Lebenserscheinungen geleistet hat, scheint mit in erster Linie berufen, auch in dieser Frage viel zur Klärung beizutragen. Und so wird über den verhältnissmässigen Werth der Mitose und den der vielleicht sehr verschiedenartigen Formen der Kerntheilung, die derzeit meist noch als Amitose zusammengefasst werden, erst dereinst auf Grund einer umfassenden Kenntniss der Kerntheilungen

1) Es ist interessant, dass schon Goethe aus dieser Thatsache die Möglichkeit ableitete, dass nicht nur jeder Knoten, sondern die Pflanze „überall" (hier fehlt der Begriff der Zelle) neue Individuen ihrer Art potentia erzeugen könne. — Zur Sache vergl. Hertwig: Zelle und Gewebe I, p. 277 f., ferner de Vries, Intracellulare Pangenesis u. a. m.

bei den Einzelligen (die ja auch Organismen sind, die ihre Art zu wahren haben[1]), definitiv geurtheilt werden können.

Augenblicklich muss uns genügen, dass Fälle von regelmässig vorkommenden nicht mitotischen Theilungen im Entwickelungsvorgange niederer Organismen nicht selten sind. O. Hertwig erwähnt[2]) den von seinem Bruder bei *Thalassicolla* entdeckten, sehr interessanten Theilungsprocess des riesigen 0,5 mm im Durchmesser haltenden Kernes, den er endogene Kernvermehrung oder Vielkernbildung nennt und der in durchaus fremdartiger Weise, durch Theilung des Nucleolus, Auswanderung der Brocken ins Plasma und Neubildung von Kernen, um deren jeden sich eine Zelle abgrenzt — ihre schliessliche Zahl wird auf Hunderttausende angegeben — verläuft. Jede dieser Zellen fungirt dann als Schwärmspore, dient also direct der Vermehrung der Art.

Auf die sehr zahlreichen bereits bekannt gewordenen amitotischen Kerntheilungsvorgänge anderer Protozoen, z. B. der Coccidien einzugehen verbietet uns der Raummangel. Man vergleiche hierüber besonders Schaudinn's[3]) Untersuchungen. Wir führen nur die Worte Verworn's (Physiologie, 3. Aufl., p. 204) darüber an: „Bei den einzelligen Organismen verläuft der Modus der Kernvermehrung nicht immer genau nach dem gewöhnlichen Schema der mitotischen oder amitotischen[4]) Kerntheilung. Es

1) Ernst Häckel hat irgendwo den Satz ausgesprochen, dass der Formenreichthum einzelner Gruppen am grössten bei den Einzelligen sei. Da dies auch von solchen gilt, die unter sehr gleichartigen Bedingungen leben (man denke an die fünfthalbtausend Arten der Radiolarien, die Häckel in dem Werk über die Challenger-Expedition beschrieben), so liegt etwas höchst Auffälliges darin. Nur als Vermuthung möchte ich die Möglichkeit anregen, dass hier amitotische Theilungen hereinspielen. Falls auch bei den Radiolarien Mitose das gewöhnliche wäre, so müsste doch — da sie nahe der unteren Grenze aller Organismen stehen — bei ihren Vorfahren die Amitose sehr verbreitet gewesen sein. Da aber diese die Eigenschaften der Art zweifellos ungenauer überträgt als die Mitose, so dürfte der sich entwickelnde Formenreichthum wenigstens mit aus diesem Grunde ein so grosser geworden sein. Wir verweisen auf unseren Text oben, wo das Beispiel von *Thalassicolla* nach R. Hertwig erwähnt ist mit der sehr merkwürdigen nicht mitotischen Theilungsart seines Kernes. *Thalassicolla* ist ein Radiolar.

2) Zelle und Gewebe I, p. 170.

3) Schaudinn, „Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien". Zool. Jahrbücher, Bd. XIII (1900).

4) Auch hier tritt der Uebelstand hervor, dass man derzeit noch der speciellen Mitose den gesammten Reichthum nichtmitotischer Theilungen ungegliedert entgegenstellen muss resp. das bereits Unterschiedene noch nicht zu benennen und unterzubringen weiss. Darüber später noch einiges.

finden sich hier, wie namentlich durch die sorgfältigen Untersuchungen von Schaudinn nachgewiesen wurde, eine ganze Reihe von verschiedenartigen und gänzlich abweichenden Kerntheilungsmodis, die . . . . deutlich zeigen, dass in jener primitiven Gruppe von Organismen, aus denen sich erst die Metazoen später entwickelt haben, die Kerntheilungsverhältnisse noch nicht so einseitig consolidirt sind, wie bei den Ei- und Gewebezellen der Metazoen."

Es liegt ferner die Möglichkeit auch für niedere Pflanzen vor, dass Amitosen — das Wort Amitose heisst Nichtmitose, kann also bis auf weiteres noch allgemein gebraucht werden — und eventuell auch Uebergangsformen zur Mitose in weiterem Umfange bei ihnen verbreitet sind.

Freilich sind hier unsere Kenntnisse noch sehr lückenhaft und die Angaben werden oft bei Pilzen und niederen Algen einander widersprechend, was bei den sich einstellenden Schwierigkeiten sowohl der Präparation als auch der Beobachtung sehr erklärlich ist.

Zimmermann[1]) macht eine ganze Reihe von Fällen namhaft, in denen theils Amitose, theils Zwischenformen beschrieben worden sind. Wir führen einige an.

Bei Saccharomyceten beobachtete Möller[2]) eine Streckung, sodann Hantelform des Kernes, wobei der verbindende Faden endlich zerreisst. Freilich behauptete Janssens[3]), die Kerntheilungen fänden hier mitotisch statt. Buscalioni wiederum veröffentlichte 1892 eine Arbeit über den Hefekern unter dem Titel: „Sulla framentazione nucleare seguita della divisione della cellula".

Bei verschiedenen Oomyceten wurden Theilungen beschrieben, die amitotischen ähnlich oder gleich waren, bisweilen aber treten dabei fibrilläre Strukturen im Kern auf, was als Annäherung zur Mitose gelten könnte. Auch diese Beobachtungen sind meist nicht unbestritten und erneuter Prüfung bedürftig.

Davis[4]) hat bei *Batrachospermum* häufig Amitose in dem Kern des ins *Trichogyn* eingedrungenen Spermatiums sowie in dem des *Trichogyns* selber constatirt.

---

1) Zimmermann, „Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes". Jena (1896).

2) Möller, Ueber den Zellkern und die Sporen der Hefe (Centralbl. f. Bakt., Bd. 12 (1892); — Neue Unters. üb. d. Zellkern u. d. Sporen d. Hefen (Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. 1893).

3) Janssens, Beiträge zu der Frage üb. den Kern d. Hefezelle (Centralbl. f. Bakt., Bd. 13 (1893).

4) Davis, The fertilisation of Batrachospermum. Annals of Botany, Bd. 10 (1896).

Bei *Valonia* hat seiner Zeit Schmitz[1], dann neuerdings Fairchild[2]), wie es scheint, mit Sicherheit Amitosen neben mitotisch sich theilenden Kernen nachgewiesen. Bei anderen Siphoneen sind die Angaben wieder mehr oder minder problematisch.

Ueber viele niedere Pflanzen fehlen genaue Feststellungen noch ganz, bei anderen, wie den Cyanophyceen und Bakterien besteht völlige Differenz der Anschauungen. Ueberall fast harren die Erfahrungen der Nach- und Neuuntersuchung.

Mindestens müssen uns die bereits vorliegenden Andeutungen auf die Möglichkeit vorbereiten, dass die Kerntheilungsvorgänge bei den niederen Pflanzen weniger schematisch sich abspielen wie bei den höheren.

Die Mitose, wohl zweifelsohne die dem Ideale einer genauen Theilung am nächsten stehende Form, kann ebendeshalb ja auch schon bei sehr niederen Organismen vorkommen, und es scheint auch wirklich. Strasburger[3]) giebt sie z. B. für den Myxomyceten *Trichia fallax* an. Aber damit ist natürlich nicht gesagt, dass nicht in anderen Klassen, vielleicht gar in einzelnen Familien oder Gattungen sich andere Modi bewährt und herausgebildet hätten.

## 4.

Auch einige Consequenzen der Anschauung von der unbedingten und alleinigen Brauchbarkeit der Mitose, um neue mit allen Attributen der Art ausgerüstete Kerne zu erhalten, sind schliesslich geeignet, zu zeigen, dass man mit dieser Ansicht zu weit gegangen ist.

Diese Consequenzen sind nun freilich nicht stets ausgesprochen worden. Hegler in seiner letzten Arbeit[4]) hat einige gezogen, nachdem er sich durch eine Specialuntersuchung[5]), deren Resultate

1) Schmitz, „Unters. über die Struktur des Protoplasmas und der Zellkerne in Pflanzenzellen.“ Sitzungsber. d. niederrhein. Gesellsch., Bd. 37 (1880).

2) Fairchild, „Ein Beitrag zur Kenntniss der Kerntheilung bei *Valonia utricularis*.“ Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., 1894.

3) Strasburger, „Zur Entwickelungsgeschichte der Sporangien bei *Trichia fallax*.“ Botan. Zeitung (1884). — Ders.: „Ueber periodische Reduction der Chromosomenzahl im Entwickelungsgang der Organismen.“ Biol. Centralbl. (1894).

4) Hegler, Untersuchungen über die Organisation der Phycochromaceenzelle. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVI (1901).

5) Sie ist, wie es scheint, nicht im Druck erschienen. Wenigstens thut Karsten ihrer (im Necrolog für Hegler, Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., letztes Heft vom 10. März 1902) keine Erwähnung.

er mittheilt, davon überzeugt hatte, dass Amitose nur in Dauerzellen vor sich gehe und stets den Verlust weiterer Entwicklungsfähigkeit der Zelle bedinge, dagegen die Mitose der einzige Vorgang sei, durch welchen der Kern unter Erhaltung seiner potentiellen Eigenschaften getheilt werde.

Danach kann nun erstens, wie Hegler constatirt, Amitose nie bei einzelligen Organismen vorkommen. Wir haben schon gesehen, dass dieser Satz irrig ist. Verworn führt sogar ausdrücklich als Paradigma der Amitose eine Einzellige (Amoebe) an (Physiologie p. 201 der 3. Auflage.)

Zwei weitere sich aus dem Mitosendogma ergebende Folgerungen theile ich in Hegler's eigenen Worten mit: „Dann ist es aber auch eine weitere sich ganz von selbst ergebende logische Forderung, dass überall . . . der Theilungsvorgang . . . durch die Veränderungen und Evolutionen, welche der Zellkern in der Mitose ausführt, vor sich gehe; und dieses hat zur Voraussetzung, dass stets und überall ein besonderer Zellkern ausgegliedert sei“ [1]).

Von der ersten dieser beiden Folgerungen wissen wir heute, dass sie so allgemein ausgesprochen unrichtig ist. Die zweite hat Hegler verleitet, auf jeden Fall Kerne in den Cyanophyceen finden zu wollen. Er giebt selbst an, „nicht unvoreingenommen an die Untersuchung herangetreten“ zu sein. Ob das, was er gefunden, der Zellkern ist, muss vorerst dahingestellt bleiben, nach Zacharias ist es unwahrscheinlich, in keinem Falle gewiss.

Die Frage nach den Zellkernen der Bakterien gar möchte man am liebsten ganz auf sich beruhen lassen: es ist weder erfreulich noch auch zur Zeit erspriesslich, sich in den Wirrwarr der einander widersprechenden Untersuchungen und Anschauungen zu begeben. Die meisten Botaniker, darunter Migula, A. Fischer und viele andere treten derzeit für die Kernlosigkeit der Bakterien ein, die freilich mit der Lehre von einer alleinseligmachenden Mitose absolut unverträglich ist. Denn ist nicht einmal ein Kern überall vonnöthen, so ist es die Mitose noch weniger.

---

1) Die letzte Folgerung ist übrigens alt. v. Hanstein zieht sie schon in dem oben erwähnten Vortrage (Sitzungsber. d. niederrhein. Gesellsch.) vom Jahre 1879. Der betr. Satz enthält ausserdem eine frühe Andeutung der Strasburger-Hertwig'schen Kernerblichkeitstheorie. Er lautet: „Wenn man aber im Zellkern hiernach den Träger sehr wichtiger, kaum entbehrlicher Functionen, etwa gar einen wesentlichen Erbschaftsvollstrecker zwischen Zellgenerationen anerkennen wollte, was thäten dann die kernlosen Zellen? Antwort dürfte sein: sie hören auf zu existiren.“

Als eine vierte, nicht wohl abzuweisende Consequenz liesse sich noch die schon vorher erwähnte ziehen, dass die ersten Zellkerne, die auf der Erde entstanden, gleich mit der Fähigkeit zu einem so ungemein complicirten Vorgange wie die Mitose hätten begabt sein müssen, eine Folgerung, die doch wohl leichter auszusprechen als auszudenken ist.

5.

Es stehen nach dem Bishergesagten dem Mitosendogma vier Gründe entgegen, zwei thatsächliche Erscheinungsgruppen und zwei der Ueberlegung entspringende. Wir recapituliren sie kurz.

Der erste Grund ist die Existenz kernloser Organismen, die bis auf weiteres anzunehmen ist.

Der zweite ist die Kenntniss von Organismen, die ihre Kerne sämmtlich oder zum Theil amitotisch vermehren. Solche Organismen sind bekannt aus den Klassen der Protozoen, der Algen und der Pilze.

Zum dritten besteht die einer Unmöglichkeit gleichzusetzende Unwahrscheinlichkeit, dass die ersten Organismen des Erdballes, die Kerne besassen, dieselben mitotisch getheilt hätten. Lieferte aber irgendwann die Amitose entwicklungsfähige Producte, so ist die allgemeine Möglichkeit hierfür zugestanden.

Viertens endlich glauben wir gezeigt zu haben, dass das Vorurtheil gegen die Amitose auch theoretisch nicht begründet ist, da von einer absolut gleichen Theilung nirgend die Rede sein kann und es ferner wahrscheinlich ist, dass mindestens niedere Organismen einen nicht mit höchster Genauigkeit arbeitenden Theilungsmechanismus ohne Schädigung ihrer relativen Artconstanz benutzen können.

Alle diese Gründe und Erwägungen laufen auf dasselbe hinaus, sie machen wahrscheinlich, dass amitotische Kerntheilungsvorgänge verbreiteter und von höherer Bedeutung sein können, als es bisher von der Mehrzahl der Forscher zugestanden wurde.

## III. Ueberleitung zur Experimentaluntersuchung.

Zur Aufklärung des Wesens und der Bedeutung der Amitose bietet sich neben der directen Beobachtung ihres Vorkommens sowie der theoretischen Speculation ein dritter wichtiger Weg, der des Experimentes.

Freilich ist die Durchbrechung des Mitosendogmas auf diesem Wege auf zoologischem wie auf botanischem Gebiete erst in geringem Umfange versucht worden und hat die unzweideutigsten Resultate bisher auf dem Gebiete der niederen Organismen ergeben. Wir führen die Daten, soweit sie uns zugänglich gewesen, kurz an.

Bekannt ist Verworn's Regenerationsversuch an *Stentor*[1]), bei dem mit dem Scalpell eine gewiss so directe Kerntheilung wie möglich vorgenommen wurde und der also in gewissem Sinne hierher gehört. Denn trotz und nach diesem energischen Eingriff regenerirte jede Hälfte des Infusors den ihr fehlenden Theil, es zeigte sich also, dass ein beliebiges Kernstück, sofern es nur Nucleolar- und Gerüstsubstanz noch besass, die gesammten Eigenschaften der Art in sich barg.

Was mehrzellige Lebewesen angeht, so ist zunächst mehrfach behauptet worden, dass man in dem nach Veränderungen sich bildenden sog. Wundgewebe mindestens im Anfang Amitosen beobachten könne. Für die Larve des Frosches haben dies Balbiani und Henneguy[2]), für Pflanzen Massart[3]) angegeben. Freilich ist beiden Angaben zum Theil widersprochen worden.

Ferner sind Temperaturerniedrigungen benutzt worden, um experimentell Amitosen zu erzeugen. Gerassimow[4]) hat die mitotische Theilung bei *Spirogyra* durch im Beginn derselben einwirkende Abkühlung rückgängig gemacht und darauffolgende Amitosen beobachtet.

Nathansohn, der in seiner gleich zu besprechenden Arbeit über Wiederholung dieser Versuche berichtet, giebt an, dass sie unter Umständen zwar gut gelingen, dass sich aber diese Umstände nicht näher präcisiren lassen. Bisweilen sei *Spirogyra (orbicularis)* so zur Amitose geneigt, dass die blosse nächtliche Vorabkühlung — die den Zweck hat, die regulär Nachts eintretende Kerntheilung auf die bequemer liegenden Morgenstunden zu verschieben — genüge, dieselbe in einem Theil der Zellen hervorzurufen. Ja unter

1) Verworn, Allg. Physiologie, 3. Aufl., p. 64, 309, 570.

2) Balbiani u. Henneguy, Comptes rend., Bd. CXXIII (1896).

3) Massart, „La cicatrisation chez les végétaux." Extr. des Mém. couronnés publ. par l'Académie de Belgique, T. 57 (1898).

4) Gerassimow, „Die kernlosen Zellen der Conjugaten." Bull. de la Société impériale des Natural. Moskau (1892).

Umständen scheint nach Nathansohn Amitose bei *Spirogyra* ganz spontan vorzukommen.

Nathansohn[1]) nun gelang es auch, einer Anregung von Pfeffer folgend, bei *Spirogyra* besonders, dann auch öfters bei einer Desmidiacee *(Closterium)* Amitosen experimentell zu erzeugen, durch Anwendung verdünnter Aetherlösung.

Nathansohn beschreibt die Erscheinungen als typische Amitosen. Sie beginnen mit einer Volumvergrösserung des Kernes, dann streckt sich der Nucleolus quer zur Längsaxe und schnürt sich durch. Die beiden Theilstücke ordnen sich so an, dass die Theilungsebene der Zelle — angedeutet durch die hier wie sonst bei *Spirogyra* sich ringförmig von der Seitenwand her vorbauende neue Zellwand — zwischen ihnen hindurch geht. Jetzt schnürt sich der Kern einfach durch, die Theilstücke bleiben bis zur völligen Trennung eng beieinander liegen, sodann weichen sie auseinander und die Zellwand grenzt nunmehr zwei Zellen ab, in deren jeder ein amitotisch entstandener Kern sich befindet, der dasselbe Spiel wiederholen kann.

Durch späteres Rückversetzen in normale Verhältnisse treten dann in denselben Kernen, die sich zuvor amitotisch getheilt, wieder Mitosen auf.

Noch ist zu bemerken, dass auch bei vorsichtigster Anwendung des Aethers schliesslich die Zellen stark beeinträchtigt wurden, besonders scheint schon früh das Wachsthum zu leiden, sodass sie erheblich kürzer bleiben als normale Zellen der gleichen Species. Auch werden die Kerntheilungen selbst allmählich unsicher, so kommt es bei längerer Ausdehnung der Versuche oft zu kernlosen Zellen, indem sich Scheidewände bilden ohne vorhergegangene Kerntheilung.

Genauere Details betreffend verweisen wir auf die Arbeit selbst und gehen auch auf die Versuche Nathansohn's mit *Closterium* an dieser Stelle nicht näher ein. Hier wollen wir vielmehr nur noch erwähnen, dass Nathanson's Bemühungen, im embryonalen Gewebe höherer Pflanzen (Vegetationspunkte der Wurzeln von *Vicia, Phaseolus, Lupinus, Phalaris, Marsilia*) Amitosen zu erzeugen, resultatlos verliefen. Weder durch Abkühlung noch durch Aether liess sich ein Erfolg erzielen. Nur an Staubfadenhaaren von *Tra-*

1) Nathansohn, „Physiologische Untersuchungen über amitotische Kerntheilung." Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 35 (1900).

*descantia virginica* gelang es, wenigstens den Beginn amitotischer Kerntheilungen vermittelst Aether zu erhalten. Ob eine Zelltheilung je eintritt, muss Nathansohn unentschieden lassen, obgleich er Bilder gesehen hat, die es ihm wahrscheinlich machen.

Aber aus mehreren Ursachen sind diese letzteren Versuche für höhere Pflanzen wenig beweisend, wie denn auch Nathansohn keine weiteren Folgerungen aus ihnen zieht. Einmal sind die Zellen, um die es sich handelt, keineswegs als embryonal zu bezeichnen, sie sind vielmehr dem Dauerzustande nahe und bei solchen Zellen sind Amitosen gerade auch für *Tradescantia*[1]) — die vielleicht besonders dazu neigt — bereits bekannt. Zweitens kommen auch wirklich, wie Nathansohn selbst angiebt, in den Haaren von *Tradescantia* Amitosen spontan vor, nämlich in den basalen, also ältesten Zellen derselben.

Nun ist aber sicher, dass der Versuch der Erzeugung von Amitosen gerade im embryonalen Gewebe höherer Pflanzen der Mühe lohnt.

Erstens, weil er hier wirklich ein Novum darstellt[2]), während bei *Spirogyra* wenigstens ab und zu Amitose spontan vorzukommen scheint. Dann, weil das Vorurtheil gegen die Amitose auch nicht mehr in der Einschränkung auf höhere Pflanzen würde aufrecht erhalten werden können, falls sie sich hier erzeugen liesse, ohne dass die betr. Zelle ihre Entwicklungsfähigkeit, vor allen Dingen das Vermögen erneuter mitotischer Theilung verlöre.

Endlich bot hier die Frage der Zellwandbildung nach etwa erzwungener Amitose einen ganz neuen Punkt von nicht geringem Interesse, der bei *Spirogyra* gar nicht in Frage kommt. Erfolgt doch bei den höheren Pflanzen die Anlage der Zellwand normalerweise in engem Anschluss an die mitotische Kerntheilung, indem die Membran aus dem Verbindungsschlauch heraus in bekannter Weise erzeugt wird. Fand nun dementsprechend, wenn Spindelfasern gar nicht in Frage kamen, überhaupt keine Membranbildung statt, sodass mehrkernige Zellen entstanden? Oder wenn nicht, in welcher Weise

1) In den Internodien der Stengel, wie bekannt.

2) Die Behauptung Lavdovsky's („Von der Entstehung der chromatischen und achromatischen Substanzen in den thierischen und pflanzlichen Zellen." Anat. Hefte, Bd. 4 [1894]), dass es Wurzeln von *Vicia* mit directen Kerntheilungen gäbe, darf man wohl bis zu etwaiger weiterer Bestätigung ignoriren. Unter den Tausenden von Zelltheilungen, die ich gerade bei *Vicia* gesehen, habe ich nie eine spontan auftretende Amitose gefunden.

erfolgte dann ihre Anlage und Ausbildung? Geschah es etwa nach dem für *Spirogyra*, *Cladophora*, Cyanophyceen bekannten Modus oder noch anders?

Gegen den Reiz, eine Lösung dieser und vielleicht noch anderer sich darbietender Probleme zu versuchen, konnten weder die bisherigen Misserfolge bei höheren Pflanzen noch auch gewisse Schwierigkeiten, einen Theil der Resultate einwandfrei zu gestalten, als Hindernisse in Betracht kommen.

Diese Schwierigkeiten beruhen darin, dass bei einem dreidimensional ausgedehnten Gewebe, wie es beispielsweise ein Wurzelvegetationspunkt darstellt, nur nach fixirten und geschnittenen Präparaten geurtheilt werden kann: eine Lebendbeobachtung erscheint ausgeschlossen. Lässt sich nun zwar derart die Amitose selbst durch eine genügende Anzahl von Beobachtungen sicherstellen, so erscheint andrerseits der Nachweis, ob in solchen Geweben später von amitotisch getheilten Kernen wieder Mitosen geliefert werden, a priori unmöglich zu sein. Wir werden jedoch zu zeigen versuchen, dass es sich nicht so verhält, dass sogar 3 Wege möglich erscheinen, den fraglichen Beweis, theils indirect zwar, aber zwingend zu führen. Freilich werden wir erkennen, dass es dabei meist auf die Verwirklichung specieller Bedingungen ankommt.

## IV. Experimentelles.

### 1.

Ueber Object und Untersuchungsmethode möchte ich einige Worte vorausschicken.

Als typisches embryonales Gewebe einer Phanerogame, das sich stets beschaffen und gut handhaben lässt, wurde für die Versuche die oft untersuchte Wurzelspitze von *Vicia faba* ausersehen. Die Wurzeln wurden anfänglich im Sand, bald aber ausschliesslich in dem bequemen und reinlichen Medium feuchter Sägespäne erzogen.

Nach Beendigung des Experimentes wurde die betreffende Wurzel in Flemming'scher Lösung[1]) fixirt, gründlich ausgewaschen und in bekannter Weise durch Alkohol und Chloroform in Paraffin

1) Ich gebrauchte stets das sog. stärkere Gemisch (15 Theile 1 proc. Chromsäure, 4 Theile 2 proc. Osmiumsäure, 1 Theil Eisessig) mit dem gleichen Volumen Wasser verdünnt.

übergeführt. Geschnitten wurde fast durchweg in einer Dicke von 5 $\mu$, gefärbt theils nach Flemming's Dreifarbverfahren, theils mit wässr. Methylblau und nachfolgendem Fuchsin (in 50% Alkohol), darauf Differenziren in schwach salzsaurem Alkohol, Abspülen mit Xylol und Ueberführen in Balsam. Die Kernbestandtheile erscheinen dann schön roth, das Plasma himmelblau. Der Vortheil dieser Färbung ist, dass sie sich sehr schnell ausführen lässt.

## 2.

Meine erste Absicht war darauf gerichtet, irgend eine Methode zunächst zu finden, die mit Sicherheit Amitosen in den jungen Wurzelzellen hervorriefe, und das Verhalten von Kern und Cytoplasma bei diesem Vorgange zu studiren.

Eine von diesen Absichten zunächst zu trennende weitere Frage ist, ob und welche verschiedenartigen Wege zur Erreichung dieses Zieles beschreitbar sein würden. Hierüber definitiv zu entscheiden und die Resultate zum eingehenden theoretischen Studium der Amitose von dieser Seite her zu verwerthen, ist eine neue, zu ihrer Verwirklichung viel Zeit brauchende Aufgabe. Die ganze Fülle chemischer, thermischer, elektrischer, mechanischer und anderer scheinbar ganz fernliegender Reize[1]) muss in mannigfacher Variirung zur Anwendung gelangen, wenn man sie lösen will.

Hierum handelte es sich vorläufig nicht und meine bisherigen wenigen Erfahrungen dieser Art will ich gegen Schluss gegenwärtiger Arbeit gesondert besprechen.

Zunächst soll hier über diejenige Gruppe von Versuchen berichtet werden, die mir die ersten gewünschten Resultate lieferte und die ich in Folge dessen zunächst bevorzugt habe. Es sind das die Einwirkungen des Chlorals.

---

1) An wie unerwarteten Punkten sich hier Anknüpfungsmöglichkeiten darbieten können, ergiebt sich aus der Arbeit von Juel, „Beiträge zur Kenntniss der Tetradentheilung (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXV [1900]). Bei der Untersuchung der Pollenbildung von *Syringa rothomagensis*, eines Bastardes von *Syringa vulgaris* und *Syringa persica*, fand dieser Forscher Amitosen und Uebergangsformen zur Mitose sowohl in den Pollenmutterzellen als bei der Tetradentheilung, während bei den Stammarten — allerdings wurde nur *S. vulgaris* untersucht — nichts derartiges stattfand. Ob hier eine chemische Veränderung oder ein noch dunklerer Grund die Amitosen hervorrief, dürfte derzeit unmöglich zu beantworten sein. Freilich liegt hier nahe, an eine geschwächte Lebensthätigkeit als Ursache zu denken.

3.

Es war eine blosse, aber nicht unwahrscheinliche Vermuthung, dass die Aetherwirkung, die Nathansohn bei *Spirogyra* zu Resultaten förderte, vielleicht lediglich eine Narcosewirkung gewesen sei. War dem so, dann mussten auch andere — vielleicht alle — Narcotica, die sich auch für die Pflanzenzelle als solche erweisen, zu gleichen Resultaten führen. Da nun unter diesen das Chloralhydrat sich besonders aus dem Grunde empfiehlt, dass die Concentration seiner Lösung viel leichter unverändert zu erhalten ist, als das bei dem flüchtigen Aether der Fall ist, bediente ich mich meist dieses Mittels.

Es wurde in reinem Leitungswasser gelöst angewendet. 0,1 %; 0,25 %; 0,33 %; 0,5 %; 0,6 %; 0,75 % und 1 % sind die seither von mir benutzten Concentrationsgrade. Da in der gleich zu beschreibenden Art der Application bereits die 0,75proc. Lösung Störungen, wenngleich vorübergehende, zu erzeugen schien, lag vorläufig kein Grund vor, höher hinauf zu gehen, umsomehr als bei auch nur einmaliger Wirkung sämmtliche Concentrationsgrade von 0,33 % an mit Sicherheit Amitosen hervorzurufen imstande waren.

Nicht ganz leicht war es, eine geeignete Dauer der Wirkung zu treffen. Die ersten Versuche, bei denen zur Zeit lebhafter Zelltheilung (bei *Vicia* die späteren Vormittagstunden) Chloraleinwirkung von einer halben bis zu vier Stunden mit sofort nachfolgender Fixirung statthatte, zeigten zwar deutliche Beeinflussungen verschiedener Art, aber keine Amitosen[1]).

Diese hervorzubringen gelang vielmehr nach mancherlei Variirung erst, als die ungefähr eine Stunde am Vormittage (meist zwischen 10 und 12 Uhr) in Chloral gewesenen Wurzeln längere Zeit, mindestens mehrere Stunden nach sorgfältigem Ausziehenlassen der Chlorallösung — eine bis zwei Stunden in fliessendem oder öfters gewechseltem Leitungswasser — sich selbst überlassen blieben, sei es in reinem Wasser, in dampfgesättigtem Raume oder nach Zurückbringen in ihre Sägespäne. Letzteres geschah bei den späteren Versuchen stets.

1) Da es zunächst nur auf das Resultat, die erzielte Amitose selbst, ankommt, gehe ich vorläufig weder auf alle Modificationen der Versuche noch auf die ziemlich zahlreichen vergeblichen, im Anfang der Arbeit angestellten Experimente ausführlich ein. Wo es nöthig erscheinen sollte, werde ich bei Besprechung der Einzelerscheinungen jedesmal besonders die experimentellen Angaben machen.

Dergestalt erhielt ich die ersten unzweifelhaften Amitosen (Versuch Nr. 23 meiner Aufzeichnungen) an einer Wurzel, die von $10^{30}$—$11^{30}$ Vormittags in 0,5proc. Chloralhydrat gewesen war, dann bis 1 Uhr in gewechseltem Wasser, endlich im dampfgesättigten Raume bis zum anderen Tage $11^{30}$ Vormittags, wo ihre Fixirung erfolgte.

4.

Das erste Kennzeichen, dass ein Kern sich zur amitotischen Theilung anschickt, besteht in einer Verdoppelung des Nucleolus. Dieses Phänomen tritt so schnell ein und zeigt so grosse Neigung zu sofortiger Wiederholung, dass man zu der Ansicht gedrängt wird, der Nucleolus befinde sich mindestens in der kritischen Periode der herannahenden Theilung in einem gleichsam labilen Zustande. Wie bei manchen reifen Früchten das Zellgewebe, so scheint hier das Micellargefüge einen geringeren Zusammenhalt aufzuweisen resp. es wird durch das Narcoticum ein solcher Zustand begünstigt.

Man sieht an vielen der beigegebenen Figuren diesen Vorgang und constatirt dabei, dass es sich um einen typisch verlaufenden Process handelt, der Nucleolus streckt sich in die Länge, schnürt sich in der Mitte ein und zerfällt so in zwei Tochternucleolen, die sich abrunden und voneinander entfernen. Während der ersten Theilung hat schon häufig eines oder beide Theilstücke denselben Vorgang zu wiederholen begonnen (Fig. 3, 11, 16, 17).

Ab und zu sieht man fast in jeder gerade im Gesichtsfeld befindlichen Zelle Kerne mit zwei Nucleolen, daneben nicht selten solche mit dreien und vieren. Dass aber diese nicht simultan entstehen, beweisen die zahlreich vorhandenen Uebergangsstadien. Erst in einem einzigen Falle ist mir eine anfängliche Theilung des Nucleolus in 3 Portionen vorgekommen. (Vergl. Fig. 8, die Zelle rechts oben.)

Die Erscheinung tritt schon nach einer nur halbstündigen Chloraleinwirkung und gleich folgender Fixirung massenhaft auf, während die Kerne in diesem Fall noch unverändert erscheinen, abgesehen von nicht seltenen amöboiden Verziehungen.

Einem jeden ist das gelegentliche Vorkommen von zwei Nucleolen in Kernen besonders von älteren, doch auch von jungen Zellen bekannt. Vielleicht ist es auf gewisse chemische Umstimmungen der Zelle zurückzuführen und für gewöhnlich ohne

weitere Bedeutung. Allenfalls könnten langgestreckte Kerne davon Vortheil ziehen, falls nämlich der Nucleolus für die Functionstüchtigkeit des Kernes von gleicher oder ähnlicher Bedeutung wäre, wie der Kern selbst für die Zelle. Bei dem Mangel dahingehender Untersuchungen ist es müssig, sich Vermuthungen darüber hinzugeben. Jedenfalls aber spricht in unserem Falle die Regelmässigkeit, mit der bei der Amitose zuerst der Nucleolus halbirt wird, dafür, dass er mehr ist als ein blosses grösseres Chromatinkorn, dass er ein Organ des Kernes darstellt.

Ehe wir diesen Punkt verlassen, möchte ich eine der gemachten Zählungen anführen, wobei ich absichtlich einen nicht extremen Fall auswähle, welcher ein zwar frappanteres, aber dem bisherigen Durchschnitt nicht entsprechendes Resultat ergeben würde.

In dem zu erwähnenden Falle wurden im ganzen 295 Kerne, die aus je 6 verschiedenen Schnitten zweier Wurzeln stammten, gezählt. Um jedes Aussuchen zu vermeiden, wählte ich je ein Gesichtsfeld aus der Spitzenpartie des 2., 6., 10., 14., 18. und 22. Schnittes der beiden Präparate. Die eine Wurzel war normal, die andere von $10^{30}$—$11^{30}$ Vorm. in 0,5% Chloralhydrat, sodann bis 1 Uhr in Wasser gewesen und danach sogleich fixirt worden. Bei der Normalwurzel hatte die Fixirung schon 2 Stunden vorher stattgehabt. Weiterbehandlung beider absolut gleich.

Die Zählung ergab für die Normalwurzel 87,3% der Kerne mit einem, 12,7% derselben mit Doppelnucleolus. Die chloralisirte Spitze zeigte nur noch bei 74,1% einen, bei 25,9% der Kerne dagegen zwei Nucleolen. Die Anzahl dieser letzteren Kerne hatte sich also mehr als verdoppelt, sie war von einem Achtel der Gesammtzahl zu mehr als einem Viertel derselben aufgerückt.

## 5.

Da der Kern bei dem amitotischen Theilungsprocess keine sichtbare andere Structur annimmt, als sie der ruhende besass, so ist mit der soeben geschilderten Theilung des Nucleolus schon die halbe Amitose vollzogen. Nunmehr folgt auch der Gerüsttheil nach. Der Kern, der inzwischen etwas gestreckte Form angenommen hat, schnürt sich ungefähr senkrecht zu seiner Längsaxe, die zugleich etwa der Verbindungslinie der beiden Nucleolen entspricht, durch. Die entstehenden Theilstücke sind meist gleich gross, wie auch die Abbildungen (Fig. 1, 2 Zelle rechts, 4 [nur der Kern], 7 etc.) zeigen.

Einen extremen Fall von Ungleichheit der Stücke zeigt Fig. 2 in der Zelle links, einen ähnlichen die eine Zelle der Fig. 3. Doch muss hier daran erinnert werden, dass das Mikrotommesser, wenn es den einen Kern in der Mitte, den anderen nahe am Rande fasst, unter Umständen eine Ungleichheit der Grösse vortäuschen kann, wo solche gar nicht existirt.

Indem wir ausdrücklich nochmals hervorheben, dass der sich amitotisch theilende Kern keine weitere sichtbare Veränderung erleidet als die Theilung des Nucleolus und einfache Durchschnürung des Gerüsttheiles, erwähnen wir doch vorläufig, dass selten, aber sicher Uebergangsformen zwischen Amitose und Mitose vorkommen. Fig. 5 bildet einen solchen Fall ab; wir kommen später auf diese Frage zurück.

## 6.

Eine directe Kerntheilung kann in verschiedener Weise verlaufen. Wenn wir auch zunächst nur von der Zweitheilung des Kernes reden und die Vielkernbildungen bei Protozoen vorläufig unberücksichtigt lassen, so können wir bei jener nach dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse zwei Modificationen unterscheiden.

Der erste Modus, im Pflanzenreich von Möller[1]) für *Saccharomyces*, von Buscalioni[2]) für denselben Organismus, von Fairchild[3]) für *Valonia* angegeben, beginnt nach Theilung des Nucleolus mit einer Anhäufung der Kernsubstanz an zwei einander gegenüberliegenden Seiten des Kernes, gleichzeitig entfernen sich diese Partien voneinander, sodass der Kern zu einem allgemein als hantelförmig bezeichneten Gebilde sich umwandelt. Indem die Verbindungsbrücke immer schmäler wird, reisst sie endlich durch und die Tochterkerne sind isolirt.

Wir wollen diese Theilungsart als Diaspase (*σπάω* zerziehen) des Kernes bezeichnen (lat.: Distraction).

Die zweite Art der directen Theilung ist die von uns vorhin beschriebene, ausserdem für alte Zellen von *Chara* und *Tradescantia*

1) Möller, „Ueber den Zellkern und die Sporen der Hefe", sowie „Neue Unters. üb. d. Zellkern und die Sporen der Hefen". Centralbl. f. Bakt. etc., Bd. 12 (1892) u. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. (1893).

2) Buscalioni, „Il *Saccharomyces guttulatus* Rob." Malpighia (1896).

3) Fairchild, „Ein Beitrag zur Kenntniss der Kerntheilung bei *Valonia utricularis*." Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. (1894).

längst bekannte. Wir nennen sie die Diatmese des Kernes (Dissection lateinisch).

Auch Nathansohn beschreibt bei seinen *Spirogyra*-Versuchen diesen zweiten Theilungsmodus. Dabei ist jedoch einer Modification Erwähnung zu thun. Nathansohn giebt an, dass die Durchschnürungslinie sich alsbald nach ihrem Auftreten auf die ganze Peripherie ausbreitet und also einen geschlossenen Ring bildet[1]). Bei *Vicia* scheint dies nie vorzukommen, vielmehr tritt die Furche nur halbseitig auf. Man denke sich einen Halbring um den Kern gelegt, der nun in seine Masse schnürend, nicht schneidend vordringt, so dürfte man den Bildern am gerechtesten werden.

Es erhellt, dass das Aussehen der Kerne während der Zerschnürung im mikroskopischen Bild ganz davon abhängt, ob die Einschnürungsseite vorn, hinten oder seitlich gelegen ist.

Liegt sie vorn, so erhalten wir Bilder, die den Figuren 1 oder 3 entsprechen. Liegt sie hinten, so ist die schnürende Linie unsichtbar, das Bild ist das der Fig. 2 (Zelle rechts) oder 19. Den directesten Beweis aber für unsere Anschauung erbringen Figuren wie 4 (nur der Kern) oder 11, in denen wir die Einschnürung von der Seite sehen.

Handelte es sich nun bei den zwei oben unterschiedenen Arten der directen Kerntheilung um einen blossen Formunterschied, so würde eine solche Aufstellung dadurch nicht zur Genüge gerechtfertigt erscheinen. Wenn wir uns aber über die jeweiligen im Kern sich abspielenden Vorgänge Rechenschaft zu geben versuchen, so drängt sich uns die Annahme auf, dass bei der Diaspase hauptsächlich die eigentliche innere Kernmasse sich theilend thätig sei, dagegen bei der Diatmese die innere Kernmasse, vom Nucleolus abgesehen, in einen passiven Zustand gerathen sei und hier vielmehr die Kernmembran activ den Theilungsvorgang vollziehe. In diesem letzteren Falle wird gleichsam der Kern halbirt, im ersteren halbirt er sich unter eigener Thätigkeit seiner Innenbestandtheile.

Auf diesen allem Anscheine nach wirklich vorhandenen Unterschied hin möchten wir die obige verschiedene Benennung beider Processe vorschlagen[2]).

1) Nach Nathansohn's Abb. 14 scheint der Ring übrigens auch bei *Spirogyra* nicht stets vollständig zu sein. Wie es sich damit verhalte, wäre durch erneute Untersuchung festzustellen.

2) Tischler hat in seiner kürzlich erschienenen Arbeit „Ueber Heterodera-Gallen an den Wurzeln von *Circaea lutetiana* L." (Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch.,

Wie es kommt, dass die Chloralbehandlung bei einem Theil des Kernes, dem Gerüst, eine inactivirende, lähmende Wirkung hat (indem die hier sonst eintretenden Substanzsonderungen und -verschiebungen unterbleiben), bei anderen Theilen dagegen (Nucleolus, Kernmembran) eine activirende, erregende Wirkung (indem wir hier sonst nicht auftretende Bewegungen sich vollziehen sehen), wissen wir nicht. Vielleicht bringen künftige Untersuchungen Licht in diese interessanten Probleme.

Da aber die Thatsachen vorliegen, können wir noch einen Schritt weiter gehen, indem wir die wie es scheint bei niederen Organismen häufiger spontan vorkommende Diaspase der Diatmese gegenüber, die in alten Zellen vorzuherrschen scheint, aber auch bei unseren Versuchen zunächst in Betracht kommt, bereits als eine höhere Stufe, als eine Annäherung zur Mitose betrachten.

Denn bei der Diaspase vollzieht sich offenbar bereits eine Umlagerung nicht nur der Nucleolar-, sondern auch der Gerüstsubstanz, wodurch eine genauere Halbirung auch der letzteren in weit höherem Maasse ermöglicht wird, als es bei dem Durchgeschnürtwerden der regungslos liegenden Gerüstmasse, wie es die Diatmese aufweist, geschehen kann.

Noch wahrscheinlicher wird diese Vermuthung, wenn wir auf die von Schmitz entdeckte, von Fairchild l. c. neuerdings beschriebene „Mitose“ bei *Valonia*, wo sie neben der Diaspase vorkommt, einen Blick werfen. Denn diese Halbmitose[1]) hat noch eine ziemlich grosse Aehnlichkeit mit einer Diaspase.

Zwar findet Auflösung des Nucleolus und Bildung von Chromosomen statt, doch konnte Fairchild eine Längsspaltung nicht nachweisen. Dann aber beginnt — gerade wie bei der Diaspase —

Bd. XIX [1901], p. 101) zwischen Amitosen, die die Theilungsfähigkeit des Kernes erhalten lassen (Amitosen schlechtweg), und solchen, die alsbald zur Degeneration und zum Tode desselben führen (Fragmentationen schlechtweg) unterschieden. Obgleich es mir nicht sehr wahrscheinlich ist, dass man diesen auf einem rein physiologischen Moment beruhenden Unterschied wird aufrecht erhalten können — man müsste sonst die mitotischen Theilungen nach demselben Princip unterscheiden, wozu keine Veranlassung vorliegt — so deutet doch die Unterscheidung als solche darauf hin, dass die bisher meist geübte Praxis, alle Nichtmitosen unterschiedslos als Amitosen zusammenzufassen, als Missstand empfunden zu werden beginnt.

1) Eine vielleicht ähnliche Hemimitose zeigt unsere Fig. 5 (Text p. 41). Wir könnten auf dem Wege von der einfachsten zur complicirtesten Kerntheilungsform vier Stationen festlegen: Diatmese, Diaspase, Hemimitose, Mitose. Eventuell liessen sich die abweichenden Theilungsformen anderer Protozoen als Seitenäste dieses Stammes auffassen.

ein Ausziehen des Kernes zur Hantelform unter Erhaltenbleiben der Kernmembran, die demgemäss in der Mitte zu einem dünnen leeren Schlauche ausgezogen wird und endlich durchreisst, wonach die Tochterkerne sich abrunden[1]).

Dass nun die Diatmese so wenig wie die Diaspase Unfähigkeit weiterer Entwickelung des Kernes und der Zelle zur Folge zu haben braucht, werden uns die nächsten beiden Abschnitte zeigen.

## 7.

Es läge nahe, an den geschilderten regelmässigen Verlauf der Amitose des Kernes die nicht ganz selten beobachteten irregulären Formen dieses Vorganges anzuschliessen. Da aber dieselben für den Augenblick von geringerem Interesse erscheinen, wollen wir vorerst an die bisher betrachteten Vorgänge direct anknüpfend uns der Frage der Zellwandbildung bei *Vicia* nach Amitose des Kernes zuwenden.

Die Zellwand ist ein Umwandlungs- und Abscheidungsproduct des Cytoplasmas, was aber nicht so zu verstehen ist. dass ihre Bildung vom Kerne unabhängig wäre. Vielmehr hat man in den Thatsachen, die nicht nur stets die Anwesenheit, sondern sogar in vielen Fällen die unmittelbare Nähe des Kernes bei Zellwandbildungsprocessen nöthig erscheinen lassen, bedeutende Belege für die enge Wechselwirkung zwischen Kern und Plasma behufs Ausübung dieser wichtigen Lebensfunction gefunden; eine Wechselwirkung, die bei kernhaltigen Zellen für immer weitere concrete Fälle zu formuliren gelingt und die ihren umfassendsten Ausdruck in der Erkenntnis gefunden hat, dass bei einer solchen normal kernhaltigen Zelle weder das Plasma ohne den Kern, noch dieser ohne Plasma lebens-, functions- und entwickelungsfähig bleibt[2]).

1) Aehnliches beobachtete Berthold bei *Codium tomentosum*. „Zur Kenntniss der Siphoneen und Bangiaceen." Mittheil. aus d. zool. Station zu Neapel, Bd. II, H. 1.

2) Vergl. über dieses höchst interessante Capitel Verworn, Physiologie, p. 536 (Kern und Protoplasma als Glieder in der Stoffwechselkette der Zelle), sowie Hertwig, Zelle und Gewebe I, p. 258 (Cap. 8). An beiden Stellen findet man auch die Originalarbeiten citirt. — Ausnahmefälle, wie das Verschwinden des Kerns in Siebröhren, dürfen nicht dazu führen, den Satz umzustossen, für den so viele gewichtige Gründe sprechen. Ausserdem ist auch der Fall der Siebröhren nicht unwidersprochen und kann noch nicht als definitiv erledigt gelten (vergl. Zimmermann, „Morphol. und Physiol. des pflanzl. Zellkerns, p. 95).

Hieraus ergiebt sich, dass das blosse Auftreten einer Zellwand nach Amitose des Kernes ein günstiges Zeichen für die ungeschädigte Lebenskraft des getheilten Gebildes ist. Wäre ein gesunder, kräftiger Kern allein durch eine Amitose schwer geschädigt (was allerdings a priori unwahrscheinlich ist), so könnte seiner Theilung eine Zellwandbildung nicht folgen.

Wie findet dieselbe nun statt?

Zunächst ist zu bemerken, dass meist eine ziemlich lange Frist verstreicht, ehe die Anlage der Zellwand beginnt. Da mittlerweile die Kerntheilung zu Ende gegangen ist, findet man in den Präparaten häufig zweikernige Zellen ohne Spur einer Zellwand dazwischen, eine Beobachtung, deren Bedeutung uns im nächsten Abschnitte klar werden wird.

Währenddessen sammelt sich in etwas älteren Zellen, deren Plasma nicht mehr das gesammte Lumen ausfüllt, eine Plasmamasse um die Kerne an, die öfters, aber nicht stets, von einer Seite der Zelle zur anderen reicht, wohl immer aber mindestens an einer Stelle der Zellwand anliegt. Diese Plasmamasse sehen wir auf Fig. 7, 8, 10, 15—18. Bei jüngeren Zellen ist diese Erscheinung nicht zu bemerken und auch unnöthig.

Nun beginnt, an eine begrenzte Stelle der vorhandenen Zellwand ansetzend, die Ausscheidung einer dünnen Membranplatte, die allmählich zwischen den meist immer noch eng aneinander liegenden Kernen hindurchwächst und endlich die ganze Zelle durchsetzt, womit der Process beendet ist.

Natürlich kann man dieses successive Wachsthum, ähnlich wie die Durchschnürung des Kernes, nur an solchen Zellen genau verfolgen, bei denen die Stelle der Zellwand, an der die junge Membran zuerst aufgetreten ist, nach rechts oder links zu liegen kommt. Einzelne Stadien sind in Fig. 15, 16, 10, 17, 18 dargestellt. Auch die Zelle rechts oben in Fig. 8 würde wahrscheinlich, um 90° um die Längsaxe gedreht, ein solches Bild zeigen. Fig. 12, 13 und 14 endlich geben drei Ansichten einer derartigen Zelle von oben her mit Einstellung auf den oberen (12) und unteren (14) Kern sowie auf die Mittelpartie (13). In 12 und 14 sieht man jedesmal den eingestellten Kern deutlich, den zweiten naturgemäss verschwommen, in 13 sind beide Kerne halbscharf, ganz scharf dagegen die (folglich zwischen ihnen durchgehende) Fläche der schon etwas über halbfertigen Scheidewand, die bis auf eine im Querschnitt nierenförmige Lacune das Zelllumen durchschnitten hat.

Ein Blick auf Fig. 18 lehrt noch speciell, dass (besonders deutlich ist die untere Hälfte der Zelle) die Membran einfach auf der Oberfläche einer Plasmaschicht abgeschieden werden kann — nicht muss; wenigstens ist bei Fig. 17 keinerlei Spaltung im Plasma bemerklich. Allerdings wäre bei Fig. 18 eine Wanderung des oberen Kernes unter Mitnahme des Plasmas nicht ausgeschlossen. Dass übrigens eine Bewegung der Kerne nach dem jeweiligen Membranbildungsort bei dieser Art ihrer Ausbildung nicht nöthig erscheint, zeigen Fig. 10 und 16 sehr deutlich.

Von gewissen Abweichungen, die auch bei diesem Process ab und zu hervortreten, wird später die Rede sein.

Die geschilderte Art der Membranbildung, die an einen bei viel niedriger organisirten Pflanzen vorkommenden Modus[1]) lebhaft erinnert (nur dass dort die erste Anlage ringförmig ist und das Weiterwachsen auf der Innenkante dieses Ringes gleichmässig erfolgt), ist wohl zunächst ebenso auffällig wie die Amitose selbst.

Die Zellwand soll, wie man sieht, auf alle Fälle gebildet werden. Und so greift denn eine Pflanze, bei der regulär nie eine andere Membranbildung vorkommt als die in einer Spindel vor sich gehende, in diesem unvorhergesehenen Falle auf den uralten Theilungsmodus zurück, der vor Myriaden von Generationen von ihren entfernten Vorfahren aus der Klasse der Algen zweifelsohne geübt und ein Jahrtausend ums andere als Möglichkeit in jeder einzelnen Zelle schlummernd ihr übertragen wurde.

Das klingt phantastisch, ist aber vielleicht noch die nüchternste Annahme. Wenigstens eröffnet sie dem Verständniss, soweit wir Lebensvorgänge derzeit verstehen können, eine Möglichkeit. Man weiss, dass sogar Eigenschaften individuellster Art bei den nächsten Generationen latent bleibend oft wunderbar getreu auf späte Nachkommen übertragen werden können. Wie viel eher also eine Lebensäusserung, die von unzähligen — wenngleich sehr frühen — Vorfahren unendliche von Malen vollbracht, ihre Spur tief in das Structurgefüge der lebendigen Substanz eindrücken musste. Wie

1) Da wir wissen, dass mindestens bei den niederen Pflanzen jede mit Kern versehene Plasmamasse befähigt ist, eine Cellulosemembran abzuscheiden, liegt in der Erscheinung, dass auch in unserem Falle Membranbildung überhaupt stattfinden kann, nichts Ausserordentliches. Wir erinnern daran, dass es im Entwickelungsgang auch der höchsten Pflanzen einen Moment giebt, wo ein Protoplast sich durch einfache Abscheidung auf seiner Oberfläche mit einer Membran umgiebt. Dieses findet statt nach der Befruchtung, an der vorher nackten Eizelle.

lange aber solches Uebertragen latent bleibender Eigenschaften andauern kann, darüber fehlt uns jede Kenntniss.

Gewisse Fälle von Atavismus, das Zurückschlagen alter Taubenrassen auf den Typus der *Columba livia* bei wiederholter Kreuzung derselben untereinander, oder ein Mensch, der mit einer Geste, einem Tonfall alten Leuten die Person seines von ihm nie gekannten, lange vergessenen Urgrossvaters mit bisweilen unheimlicher Treue vor das geistige Auge zurückruft — alles das sind ebenso räthselhafte und zum Theil viel räthselhaftere Erscheinungen, die als solche doch Geltung beanspruchen.

Da wir im nächsten Abschnitt zu einer anderen Frage übergehen werden, sei noch erwähnt, dass wir auch in der durch Chloralwirkung veranlassten amitotischen Kerntheilung ein derartiges Zurückgehen auf eine ursprüngliche, bei den höheren Organismen bis auf Reste verschwundene Form erblicken möchten. Beide Erscheinungen würden dann zeigen, wie hier später erworbene Eigenschaften wie unter einem weglöschenden Schwamme verschwinden und die ältesten ehrwürdigen Schriftzüge des Lebens wieder zum Vorschein kommen. Unter diesem Gesichtswinkel und eingedenk der tiefen innerlichen Uebereinstimmung, die durch alle sich am Lebendigen abspielenden Erscheinungen hindurchgeht, ist es vielleicht nicht zu kühn, wenn wir daran erinnern, dass auch beim höchsten thierischen Organismus, beim Säugethier, beim Menschen durch narkotisirende Stoffe zunächst die Functionen gehemmt werden, die die jüngsterworbenen sind, vor allem gewisse Phänomene des geistigen Lebens, die ja in irgendwelcher Weise mit dem Leben gewisser Zellgruppen verkettet erscheinen; während die älteren fester eingewurzelten Lebenserscheinungen der Athmung, Absonderung, des Kreislaufes u. s. w. vorerst bestehen bleiben[1]).

## 8.

Die nächste und in einem gewissen Sinne den Kreis schliessende Frage ist offenbar die: Kann eine amitotisch getheilte Zelle in

1) Nachträglich kommt mir die folgende Stelle (bei Flechsig, Gehirn und Seele, 2. Ausgabe 1896, p. 97, in der 37. Anmerkung) zu Gesicht. „In weiter Ausdehnung gilt das Gesetz, dass die zuletzt entstehenden Elemente (es ist vom Gehirn die Rede) am empfindlichsten sind — was man im Grossen und Ganzen ja bereits früher wusste angesichts der verschiedenen Wirkung des Chloroforms und anderer Narcotica auf die Grosshirnrinde einer-, die Oblongatacentren andererseits u. dgl. m.“

Weiterentwickelung eintreten? Kann vor allen Dingen ein amitotisch getheilter Kern sich je wieder mitotisch theilen?

Für eine unbefangene Betrachtung, die in der Fragmentation noch keine Strangulation, sondern eine einfachere und minder exact arbeitende Theilung erblickt, die, wie wir gezeigt haben, an den jüngsten, protoplasmareichsten, durchaus nicht senilen Zellen einer Pflanze sich abspielen kann, liegt von vornherein kein Grund vor, das für unmöglich zu halten.

Es zeugt aber zum mindesten für das grosse Misstrauen, mit dem die directe Theilung heutzutage meist betrachtet wird, dass man sowohl in der Literatur[1]) wie auch bei gelegentlicher persönlicher Mittheilung gerade dieser Möglichkeit gegenüber einem bedeutenden Skepticismus begegnet.

Nathansohn hat l. c. für *Spirogyra* das Wiederauftreten von Mitosen in vorher amitotisch getheilten Zellen beschrieben, es gälte für *Vicia* das Gleiche wahrscheinlich zu machen.

Wir sagten oben (p. 22), dass es sich bei unserem Object als einem dreidimensional ausgedehnten Gewebe nur um das Studium geschnittener Präparate handeln könne, dass es aber entgegen geäusserten Ansichten dennoch möglich erscheine, den Nachweis des fraglichen Vorganges zu führen, und zwar eröffneten sich dazu drei Wege, zu deren Beschreitung allerdings specielle Bedingungen erfüllt sein mussten. Wir haben jetzt diese Wege und Bedingungen näher zu kennzeichnen.

Erstens könnte es gelingen, durch geeignete Anwendung von Chloral — eventuell auch auf anderem Wege — die Mitosen in einer Wurzel völlig zu unterdrücken. Ist dieses durch eine genügende Anzahl von Versuchen sichergestellt, so kann man eine derartige Wurzel, in der nur noch Amitosen vorkommen, in normale Verhältnisse zurückversetzen und sich davon überzeugen, ob nunmehr wieder Mitosen auftreten.

Hiergegen liesse sich nur der Einwand erheben, dass solche später auftretende Mitosen von Kernen herrührten, die sich während der Chloraleinwirkung gar nicht getheilt hätten. Dieser Einwand hat alle Unwahrscheinlichkeit für sich, was schon daraus folgt, dass er ein ganz verschiedenes Verhalten gleichartiger junger Zellen, die unter denselben Bedingungen stehen, voraussetzt. Dann aber

1) Besonders bei Ziegler und vom Rath (Zool. Anzeiger, XIV [1891], Biol. Centralbl., XI [1891], Zeitschr. f. wiss. Zoologie, LVII [1893] und LX [1895]).

kann er noch hinfälliger gemacht werden durch den Nachweis, dass es sich nur um eine geringe Anzahl von Kernen dabei handeln könne.

Denn obwohl es mir noch nicht gelungen ist, die Mitosen in meinem Object absolut zu unterdrücken[1]), so habe ich doch Präparate bereits erhalten, die auf Schritt und Tritt (bisweilen in einem Gesichtsfelde ein halbes Dutzend zugleich) typische Diatmesen in allen Stadien zeigten, zwischen denen nur hin und wieder eine isolirte Mitose auftauchte. Bei so willigem Eingehen der directen Theilung ist es also im höchsten Maasse unwahrscheinlich, dass überhaupt Zellen ungetheilt bleiben. Tritt nun aber — und dies ist der Fall — nach Wiederversetzen in normale Verhältnisse die durchschnittlich in einer Wurzel gleichzeitig zu beobachtende Anzahl von Mitosen auf, so kann man den Beweis, um den es sich handelt, vorläufig als erbracht ansehen. Vorläufig, denn der Einwand, dass Zellen ungetheilt bleiben können, kann trotz unserer Gegengründe erhoben werden.

Unsere zweite Beweismöglichkeit ist eine directe.

Es könnte nämlich sein, dass eine stattgehabte directe Kerntheilung später noch an irgend einem Zeichen ersichtlich wäre. Ein so als amitotisch entstanden erkennbarer Kern könnte von neuem Mitosen liefern. Beides ist der Fall, wie wir sehen werden.

Das Dritte endlich, was hierüber beizubringen ist, beruht auf folgender, etwas umständlicher Ueberlegung.

Angenommen, ein amitotisch getheilter Kern könne keine Mitosen mehr liefern, so wird ein solcher Kern sich weiter amitotisch oder aber gar nicht mehr theilen, ein Drittes giebt es für ihn nicht.

Ueberlegen wir sämmtliche Eventualitäten.

Der erste Fall ist noch der wahrscheinlichere. Tritt er ein, so müssten, bei der leicht zu erhaltenden grossen Menge von Amitosen, auch nach Beendigung des Versuches fortdauernd zahlreiche Amitosen zu finden sein.

Vermag sich dagegen der Kern gar nicht weiter zu theilen, sind wiederum zwei Fälle möglich. Entweder müssen die beiden übereinander liegenden Zellen, die durch Amitose entstanden sind, zu langen einzelligen Schläuchen auswachsen, die in grosser Anzahl

1) Vergl. das auf p. 44 nachträglich Gesagte.

in dem umgebenden noch kurzzelligen Gewebe vorhanden und sofort auffindbar sein müssten [1]).

Oder die Zellen wachsen nicht mehr.

Dann würde jedes solchermassen immobilisirte Zellenpaar in dem lebhaft sich theilenden Gewebe einen Stockungspunkt bilden. Das würde bei der grossen Anzahl vorhanden gewesener Amitosen die auffälligsten Erscheinungen zur Folge haben. Entweder eine abnorm häufige Zelltheilung über und unter dem gehemmten Zwillingspaar. Oder eine abnorme Streckung aller dieser Zellzüge. Beides hätte die Bedeutung, mit den angrenzenden Schichten Schritt halten zu können. Oder endlich, wenn dies nicht geschieht, müsste eine Spannung, Verkrümmung, Zerreissung schliesslich der gesammten Wurzel erfolgen, da sie dann an jedem Punkt, wo eine Amitose statthatte, gleichsam festgenagelt wäre, während sie an unendlich vielen anderen Punkten zu wachsen fortfährt.

Diese genauere Discussion der nothwendigen Folgeerscheinungen berechtigt uns zu einem umfassenden Resumé: Treten in einer Wurzel, in der zahlreiche Kerne sich amitotisch getheilt haben, bei weiterer Kultur unter normalen Verhältnissen keine der geschilderten, zum Theil so gewaltsamen und auffälligen Erscheinungen zu Tage, finden sich also keine häufigen Amitosen, keine langen einzelligen Schläuche, keine kernlose Kammerreihen, keine abnorm häufige, reihenweis auftretende Mitosen, keine abnorme Streckungen in vielen Zellzügen, hat endlich kein Zerfetzen der ganzen Wurzel statt: sondern nimmt dieselbe wiederum ihr normales Aussehen an, so haben sich auch ihre amitotisch getheilten Zellen zur Norm zurückzufinden vermocht.

## 9.

Da es mir bisher noch nicht gelungen ist, die Mitosen völlig zu unterdrücken, so ist es mir derzeit unmöglich, mit aller Strenge meinen ersten Beweis zu führen. Hierüber ist oben bereits das Nöthige gesagt worden. Dagegen kann ich dieses hinsichtlich des zweiten und des dritten.

1) Man wird nicht annehmen wollen, es könnten sich etwa in diesen Schläuchen ohne Hilfe des Kernes Scheidewände bilden und sie so maskiren. Ausserdem würde das nichts helfen, da die dergestalt gebildete Kammerreihe bis auf zwei mittlere Kammern natürlich kernlos sein müsste und so doch ihr Ursprung und Bedeutung sogleich klar wäre.

Das Kennzeichen, an dem nach vollendeter Kerntheilung bei unserem Object gesehen werden kann, ob dieselbe mitotisch oder amitotisch war, ist ein sehr einfaches. Der mehr oder minder gut erhaltene Verbindungsschlauch, vor allem aber die Anlage der Zellplatte zwischen zwei Kernen verräth die stattgehabte Mitose. (Es scheint übrigens, wie wir beiläufig bemerken wollen, dass die vollständige Bildung der Scheidewand auch hier verzögert wird, obwohl sie dann stets eintritt.)

Nach amitotischer Theilung der Kerne hingegen giebt es eine Zeitspanne, in der bereits zwei Kerne vorhanden sind, ohne dass noch eine Zellwand — die übrigens in diesem Falle auch anders auftritt — angelegt ist. Hierüber wurde bereits gesprochen.

In dieser Zwischenzeit nun kann einer oder beide Tochterkerne in mitotische Theilung eintreten.

Wir erhalten so das in Fig. 9 dargestellte absonderliche Bild zweier übereinander stehender Spindeln in derselben Zelle und erkennen aus dem Fehlen jeder Andeutung einer Scheidewand zwischen diesen Spindeln, dass es sich thatsächlich um einen vorher amitotisch getheilten Kern handelt.

Ich habe solche Bilder mehrfach beobachtet, jedesmal ohne Spur einer angelegten Zellwand, leider bisher auch noch keines, das bereits Scheidewandbildung in den Tochterkernspindeln zeigte[1]). Es wäre interessant, feststellen zu können, ob die auffällige Verspätung der ersten Zellmembranbildung in diesen Fällen damit zusammenhängt, dass die Kerne so schnell wieder in Theilung eintreten, also, wenn man den Ausdruck erlauben will, anderweit beschäftigt sind. Wenn dem so wäre, so würde die Mutterzellscheidewand wahrscheinlich nach Ablauf der Tochterkernmitosen noch nachträglich eingeschaltet werden. Wir hätten dann die eigenartige Erscheinung, dass je eine unfertige Mutterzelle eine fertige Tochterzelle liefert.

Sei dem wie ihm wolle: die ganze Erscheinung ist in unserem Sinne beweiskräftig. Die drei bisher an zwei verschiedenen Wurzeln beobachteten Fälle stammten von zwei Modificationen desselben Versuches:

1) Es ist erklärlich, dass die Erscheinung nicht eben häufig ist, da sie nur zu Stande kommen kann, wenn die Kerne sich geschwind aufs Neue theilen, ehe die Scheidewandbildung erfolgt ist. Vielleicht hängt das von Umständen ab, die sich experimentell beeinflussen lassen, sodass man in der Lage wäre, sie so sicher hervorzurufen wie die Diatmese.

1. Tag: $10^{30}$—$11^{30}$ Chloral (0,75%).
2. Tag: Dieselbe Behandlung: am Abend (6 Uhr) Fixirung der einen Wurzel.
3. Tag: Vormittags ½12 Uhr Fixirung der zweiten Wurzel.

Zu meinem dritten Beweise übergehend, kann ich eine Serie von Versuchsergebnissen citiren, die an 8 Wurzeln erhalten wurden. Dieselben wurden zugleich von $10^{30}$—$11^{30}$ Vorm. in Chloral gebracht (Nr. 1 und 2 in 0,5proc., die anderen in 0,75proc.), dann eine Stunde in fliessendem Wasser ausgewaschen, wie stets, und schliesslich in den Dampfraum gebracht (mit Ausnahme von Nr. 1, wie das Folgende zeigt).

Fixirt wurde

Nr. 1: unmittelbar nach der Chloraleinwirkung,
Nr. 2: 1½ Stunden „ „ „
Nr. 3: 3 „ „ „ „
Nr. 4: 7 „ „ „ „
Nr. 5: 24 „ „ „ „
Nr. 6: 31 „ „ „ „
Nr. 7: 48 „ „ „ „
Nr. 8: 55 „ „ „ „

Die uns hier interessirenden Befunde waren die folgenden:

Nr. 1. Verdoppelung der Nucleolen in ziemlich vielen Zellen. Mitosen. Keine Amitosen.
Nr. 2. Massenhafte Kerne mit Doppelnucleolen. Mitosenstadien. Keine Amitosen.
Nr. 3. Massenhafte Kerne mit Doppelnucleolen. Wenige Mitosen. Angeschnürte Kerne.
Nr. 4. Nicht seltene Amitosen (Diatmesen). Ziemlich viele Mitosen.
Nr. 5. Zahlreiche Diatmesen. Daneben Mitosen.
Nr. 6. Wenige Diatmesen. Zahlreiche Mitosen. Immer noch viele Kerne mit zwei Nucleolen.
Nr. 7. Ganz vereinzelte Diatmesen. Ziemlich viele Mitosen.
Nr. 8. Normale Verhältnisse.

Wir sehen also von dem Anstoss der einstündigen Chloralbehandlung eine Wirkung ausgehen, die in einer wellenförmigen Kurve verläuft. Dieselbe erreicht, die Amitosen betreffend, nach etwa 24 Stunden ihren Höhepunkt und klingt, dann mit ungefähr derselben Schnelligkeit, mit der sie angestiegen, wieder ab, sodass

nach wieder 24 Stunden resp. wenig längerer Zeit alle Folgen des Eingriffes überwunden sind und die Wurzel ein normales Gepräge zeigt.

Inwiefern dieser Wiedereintritt normaler Verhältnisse uns zu der Annahme berechtigt, auch die diatmetisch getheilten Kerne seien zur Mitose zurückgekehrt, haben wir bereits im vorigen Capitel erörtert.

Wir glauben die dort eingangs gestellte Frage: Kann eine amitotisch getheilte Zelle in Weiterentwickelung eintreten? Kann vor allen Dingen ein amitotisch getheilter Kern sich je wieder mitotisch theilen? auf Grund unserer mitgetheilten Erfahrungen mit Ja beantworten zu müssen.

Speciell handelt es sich bei *Vicia* zunächst um die Diatmese, also die einfachste amitotische Theilungsform. Dieselbe Behauptung auch auf die Diaspase auszudehnen, geben uns ausser theoretischen Gründen die an verschiedenen Organismen beobachteten diaspastischen Theilungen, von denen wir einen Theil anführten, das Recht.

Somit hätten denn die im theoretischen Theil aufgestellten Gründe für die Möglichkeit der Vertretung der Mitose durch die Amitose auch für die Zelle der höheren Pflanze eine experimentelle Stütze erhalten: sowohl ist Amitose des Kernes mit nachfolgender Zellwandbildung möglich, als auch ist die derart entstandene Zelle embryonalen Charakters, sofern es die Mutterzelle noch war, d. h. befähigt zu weiterer Theilung (und zwar auch auf mitotischem Wege), mit welcher Theilung der individuelle Lebenslauf einer Zelle abschliesst.

Wie es sich bei völliger Unterdrückung der Mitosen auf die Dauer mit dem ganzen Organ verhalte, in unserem Falle also der Wurzel, ob und welche Abweichungen und Störungen eintreten, wird ein Ziel weiterer Untersuchungen sein. Es muss dazu vorerst eine Methode gefunden werden, welche die Mitosen völlig oder fast völlig aus der Wurzel, und zwar dauernd, verschwinden liesse. Ich hege die Erwartung, dass mir dieses bei weiterer Variirung und Fortsetzung der Versuche gelingen werde[1]).

## 10.

Unsere Beschreibung würde nicht vollständig sein, wenn sie bei Betrachtung der amitotischen Vorgänge der Unregelmässigkeiten

1) Vergl. „Nachträglich“ (am Schlusse der Arbeit).

keine Erwähnung thäte, die bisweilen dabei zu beobachten sind. Wir stellen sie kurz zusammen und führen auch die bereits im Text erwähnten hier nochmals mit auf.

Der Nucleolus kann in seltenen Fällen (Fig. 8, oberster Kern rechts) mehrlappig eingeschnürt sein. Dass eine solche Einschnürung zu der simultanen Bildung von drei oder mehr Nucleolen führte, ist mir nicht vorgekommen.

Eine ähnliche Erscheinung zeigt bisweilen der Kern selbst. Fig. 8 (Zelle links oben) giebt ein auf den ersten Blick sehr auffälliges Bild eines solchen gewaltig herangewachsenen Kernes[1]), der knospenartig Theilstücke abzuschnüren scheint. Indess dürfte dieser Fall von dem normalen Verhalten unschwer abzuleiten sein. Die betreffende Zelle ist, wie man sieht, erheblich länger als ihre Nachbarzellen: offenbar hat der Kern lange mit der Theilung gesäumt. Nun theilt er sich diatmetisch, aber ehe diese Theilung noch zu Ende ist, tritt in den Hälften schon wieder Verdoppelung der Nucleolen und Zerschnürung ein.

Auch in diesen — seltenen — Fällen habe ich eine wirkliche simultane Vielkernbildung noch nie constatiren können: zweikernige Zellen sind in amitosenreichem Gewebe wegen der Verzögerung der Membranbildung nichts Seltenes, mehr als zwei Kerne habe ich aber nie in einer Zelle gefunden.

Einen weiteren Fall von Unregelmässigkeit zeigt Fig. 6. Der eine Kern erscheint im Schnitt pilzförmig, und da Hut wie Stiel je einen Nucleolus aufweisen, so könnte man an eine normal verlaufende Amitose denken.

Vielleicht besteht aber mehr Wahrscheinlichkeit für die Annahme, dass es sich hier um einen der ziemlich häufigen Fälle handelt, die ich Anschnürung nennen möchte. Dabei zieht sich der Kern an einzelnen Stellen oberflächlich buchtig ein, wie es übrigens auch die kleinere Zelle der Fig. 6 zeigt. Diese Anschnürungen sind besonders oft in den ersten Stunden nach der Chloraleinwirkung zu finden, z. B. bei Nr. 3 und 4 des auf p. 38 citirten Versuches. (Fig. 6 stammt aus Wurzel Nr. 4 desselben.) Späterhin scheinen sie bald wieder zu verschwinden, jedenfalls führen sie nicht zu Theilungen, soweit bisher beobachtet wurde. Bisweilen erinnert der Kern in diesen Substanzverschiebungen an

1) Derartige die Durchschnittsgrösse um das mehrfache übertreffenden Kerne sind in den chloralisirten Wurzeln nicht selten.

eine Amöbe und so können wir diese Erscheinung vielleicht als eine neue Wirkung des Narcoticums auffassen, die mit den wenigen spontanen, am lebenden Kern bisher beobachteten[1]) amöboiden Gestaltveränderungen zu parallelisiren wäre.

Eine in Fig. 2 und 3 abgebildete nicht häufige Abweichung, die schon früher erwähnt wurde, besteht darin, dass bei sonst regulärer Diatmese die gebildeten Theilstücke ungleich gross sind.

Dass endlich Uebergangsstadien zwischen der Amitose und Mitose vorkommen können, sei mit Hinblick auf Fig. 5 hier nur erwähnt. Sie wurden bisher erst zweimal beobachtet und daher kann eine genaue Beschreibung noch nicht gegeben werden.

Der Zerfall in Chromosomen unter Auflösung des Nucleolus steht hier ausser Frage, ebenso andrerseits die der Diaspase angehörigen Erscheinungen der Längsstreckung und Einziehung des Kernes in seiner Mitte unter Erhaltenbleiben der Kernwand. Ueber Halbirung der Chromosomen hingegen, sowie Spindelfaser- und Membranbildung können zur Zeit noch keine Angaben gemacht werden.

Die junge Zellmembran zeigte ebenfalls in einigen wenigen Fällen eine Abweichung. Dieselbe betraf die Richtung ihrer Anlage, die ja gewöhnlich durch den (meist sehr engen) Zwischenraum, der die beiden Kerne trennt, hindurch führt, sodass jeder Zelle ein Kern zufällt.

Der in Fig. 7 abgebildete Fall dagegen zeigt, dass bei weiterer Ausbildung der hier angefangenen Membran die eine Tochterzelle kernlos bleiben würde, während die andere reell[2]) doppelkernig würde. Die Vollendung einer so gelegenen Membran wurde indess noch nie beobachtet. Es kann deshalb auch nicht gesagt werden, ob in der zweikernigen Zelle nachträglich noch eine Scheidewand auftritt. An der benachbarten kernlosen Kammer wären derartige Zellen unschwer zu erkennen.

Der sehr isolirte Fall, den Fig. 11 versinnbildlicht, gehört, wenn wir ihn richtig interpretiren, nur noch in bedingtem Sinne zu unserem Thema. Hier scheint eine abnorm frühe Anlage der Scheidewand vorzuliegen, welch letztere denn auch bereits fast

1) Zopf, „Zur Kenntniss der Phycomyceten I.“ Nova acta d. K. Leop.-Carol. d. Academie d. Naturf., Bd. 47 (1884).

2) Im Unterschied von der regelmässig vor der Membranbildung eine Zeit lang vorhandenen Zweikernigkeit.

fertig ist, bis auf eine Stelle, an der der noch bestehende Zusammenhang der Kerne die Membranbildung hindert.

Wäre diese Erscheinung auch nur einigermassen häufig, so würde sie zu der Anschauung verleiten, dass — oft wenigstens — der sich diatmetisch theilende Kern von der Zellwand durchgeschnürt wird. Natürlich liegt nach dem früher Beschriebenen kein Grund vor, den vereinzelten Fall der Fig. 11 für etwas Anderes zu halten als für eine Abnormität.

Wir schliessen endlich die im Laufe unserer Experimente öfters gemachte Beobachtung an, dass eine gewisse Verwirrung des zeitlichen Orientirungsvermögens der lebendigen Zelle eine weitere Wirkung des Chlorals zu sein scheint.

Während in einer normalen *Vicia*-Wurzel sich die Mehrzahl der Zellen in den Vormittagsstunden theilt, fand ich dieses Maximum bei chloralisirten Wurzeln öfters verlegt, es zeigten sich Wurzeln, die zur angegebenen Zeit fixirt waren, beispielsweise ärmer an mitotischen Theilungszuständen als andere, die zwischen 6 und 7 Uhr Nachmittags fixirt wurden. Ein genaueres Studium dieser und daran etwa anzuschliessender Erscheinungen lag ausserhalb der Grenzen dieser Arbeit.

## 11.

Ebenso muss ich es mir versagen, an diesem Orte ausführlicher auf die Versuche einzugehen, die ich bisher mit Eingriffen anderer Art zwecks Hervorbringung von Amitosen bei unserem Objecte angestellt habe.

Dieselben bestanden bislang in der Erprobung der Wirkung weiterer Narcotica (Aether, Chloroform, Morphin), in Verwundungen und dem Einfluss von niederen und höheren Temperaturen bezw. dem raschen Wechsel beider.

Der Fortsetzung dieser erst kürzlich begonnenen Versuche denke ich die nächste Folgezeit zu widmen.

Als ein erstes vorläufiges, doch gesichert erscheinendes Resultat kann ich mittheilen, dass die Hervorbringung der Amitose durch sehr verschiedene Reize wenigstens möglich scheint.

Dass nun die Pflanzenzelle auf Eingriffe so verschiedener Art, als es beispielsweise Narcose und Verwundung naheliegender Zellen ist, mit derselben Veränderung ihres Theilungsmodus zu reagiren befähigt ist, regt zum Nachdenken an. Es könnte sein, dass es

sich hier ähnlich wie bei gewissen Processen in der anorganischen Welt um eine, wir möchten sagen: Gleichgewichtsstörung handelt, deren Resultat, einerlei welches die wirkende Ursache war, stets das gleiche sein muss, so etwa wie das Nitroglycerinmolekül durch Stoss, Wärme, Elektricität immer im gleichen Sinne zerfällt. Dieses ist eine vorläufige Vorstellung, die ich aus der Wirkung verschiedener Agentien auf die Kern- und Zelltheilung gewonnen habe. Freilich möchte ich gleich die Möglichkeit hervorheben, dass eine genauere und umfassendere experimentelle Durchforschung diese Auffassung und ihre scheinbare Einfachheit vielleicht nicht unwesentlich modificiren dürfte.

## V. Hauptresultate des experimentellen Theiles.

1. Bei höheren Pflanzen ist amitotische Kern- sowie Zelltheilung möglich.
2. Dieselbe kann wahrscheinlich durch sehr verschiedene Factoren hervorgebracht werden, am sichersten derzeit durch Chloralhydrat.
3. Sie verläuft mit wenigen Ausnahmen in einer typischen als Diatmese seines Ortes näher beschriebenen Weise.
4. Die durch amitotische Theilung gebildete Zelle ist weiter theilungs- und entwicklungsfähig, Degeneration wurde nicht beobachtet.
5. Vor allem ist der Zellkern zu erneuter mitotischer Theilung befähigt.
6. Die Resultate 4 und 5 sowie die beobachteten Uebergangsformen zwischen Amitose und Mitose sprechen im Verein mit Gründen, die im theoretischen Theil entwickelt worden sind, zu Gunsten der Anschauung, dass Amitose (mit den beiden unterschiedenen Formen der Diatmese und der Diaspase) und Mitose nicht als fundamental verschiedene Processe, sondern als Glieder einer phylogenetischen Entwicklungsreihe anzusprechen sind.

Rostock, Juni 1902.

Nachträglich möchte ich die in Folge einer Verzögerung des Druckes zu einem gewissen Abschluss gekommenen Versuche, durch Variirung der Chloraleinwirkung Wurzeln zu erzielen, die ganz mitosenfrei wären, an dieser Stelle erwähnen.

Leider verliefen dieselben sämmtlich negativ. Ein Umstand besonders lässt die Hoffnung, auf diese Weise die Mitosen völlig auszuschalten, als unerfüllbar erscheinen: die offenbare Gewöhnung der Zellen an das Chloral, welches dann und damit mehr oder minder aufhört, in dem gewünschten Sinne wirksam zu sein.

Zuerst versuchte ich eine tägliche einstündige Einwirkung einer Chlorallösung mittlerer Concentration (ich wählte 0,6 proc.). Bereits am dritten Tage fingen die Mitosen an, die Amitosen zu überwiegen, am vierten Tage ist notirt: Viele Mitosen; Amitosen sind noch vorhanden, aber sehr selten geworden. Dasselbe zeigte der nächste Tag und der Versuch wurde daraufhin abgebrochen.

Ein Versuch, die vorige Anordnung mit den Wirkungen höherer Temperatur (35°—40°) zu verbinden, misslang gleichfalls.

Eine fortdauernde Chloralisirung mit einer wesentlich geringer concentrirten Lösung (0,1%) hatte ebensowenig Erfolg. Schon nach einem Tage hatten die Theilungen überhaupt aufgehört und stellten sich auch bei längerem Verweilen (bis zu 5 Tagen) im Chloral nicht wieder ein.

Da die Zahl der Amitosen mit der Concentration des Chlorals innerhalb gewisser Grenzen wächst, wurde die Wirkung von 1%, 1,5- und 2 proc. Lösungen bei z. Th. kürzerer Einwirkungsdauer geprüft. Aber selbst in den durch 2 proc. Lösung ersichtlich arg irritirten Zellen fanden sich noch Mitosen nicht selten vor, während die Zahl der Amitosen andrerseits nicht übermässig gross war.

Schliesslich wurden auch einige Versuche derart angestellt, dass die Wurzeln mehrere Tage hindurch jedesmal eine Stunde (oder bei höheren Concentrationen kürzere Zeit) chloralisirt wurden, aber jeden Tag mit einer stärkeren Lösung. Täglich wurde dann eine Wurzel fixirt. Die Zahlen für einen dieser Versuche mögen hier folgen.

1. Tag: 3 Wurzeln in Chloral 0,25% für eine Stunde (11—12 Uhr Vorm.).
2. Tag: Eine der drei Wurzeln fixirt, die beiden anderen in Chloral 0,75% für eine Stunde (11—12 Uhr Vorm.).
3. Tag: Die zweite Wurzel fixirt. Die dritte in Chloral 1,25% für eine halbe Stunde (11½—12 Uhr Vorm.).
4. Tag: Die dritte Wurzel fixirt. (11 Uhr Vorm.).

Die Hoffnung, derart der Gewöhnung durch die steigende Concentration vorzubeugen, war irrig. Zwar zeigte die dritte Wurzel eine beträchtliche Anzahl Amitosen der bekannten Form, die Mitosen aber waren keineswegs geschwunden und schienen eher wieder zahlreicher zu werden.

* * *

Natürlich ist mit diesen negativen Erfahrungen die Frage nicht erledigt. Da es einmal gelingt, in einem Gewebe Amitosen und Mitosen nebeneinander zu erhalten, so kann es auch gelingen, die letzteren ganz auszuschalten. Um dies an einem Beispiel zu erläutern: läge das Temperaturminimum für die Amitose tiefer als für die Mitose[1]), so würde durch Combination von Chloral und Abkühlung unter das Minimum, bei dem noch Mitosen möglich sind, eine Wurzel zu erhalten sein, in der nur noch Amitosen stattfinden, wenigstens für die Dauer der Chloralwirkung, die sich immerhin auf 3 bis 5 Tage erstrecken kann. Aehnliches könnte für andere Reize gelten.

Aber ob es angesichts der eintretenden Gewöhnung gelingen wird, auf längere Zeit, auf Wochen vielleicht, schliesslich für den ganzen Entwicklungsgang einer höheren Pflanze (einer submersen Wasserpflanze etwa) die Mitosen zum Verschwinden zu bringen, muss fraglich erscheinen. Für die nähere Erkenntniss der Amitose wie Mitose wäre die Erreichung des letzteren Resultates von gleicher und bedeutender Wichtigkeit.

1) Bei *Spirogyra* ist es nach Nathansohn der Fall.

## Figuren-Erklärung.

Object: Zellen der Wurzelspitze von *Vicia faba*.

No. 1—4, 19: Kerne in amitotischer Theilung.

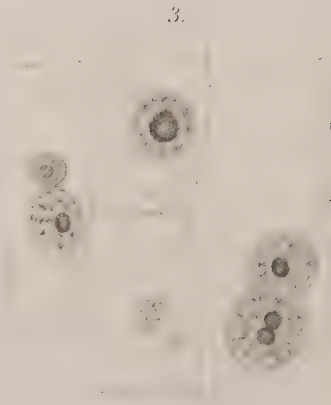
No. 5, 6, 7, 8 u. 11: Verschiedene Unregelmässigkeiten in der Kerntheilung und Zellmembrananlage.

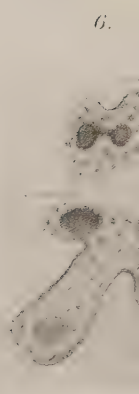
No. 9: Doppelspindelbildung in einem vorher amitotisch getheilt gewesenen Kerne.

No. 10, 12—18: Bildung der Zellmembran nach Amitose des Kernes.

Die Figuren sind sämmtlich mit Zeiss'scher Oelimmersion (zum Theil $^1/_{12}$, zum Theil Apochromat.) gezeichnet.

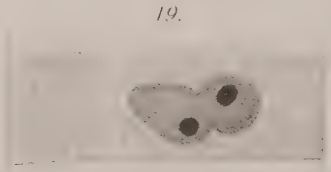
1.


3.

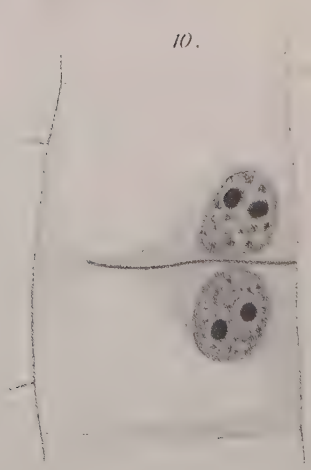

6.

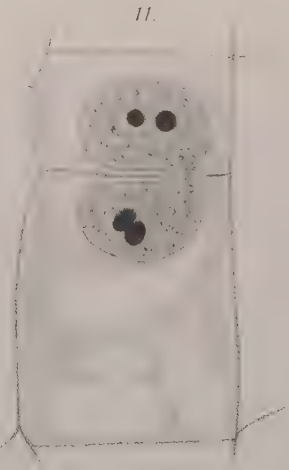
5.

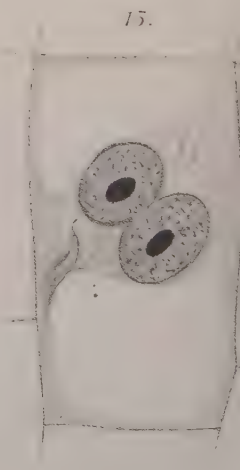
2.


19.

4.

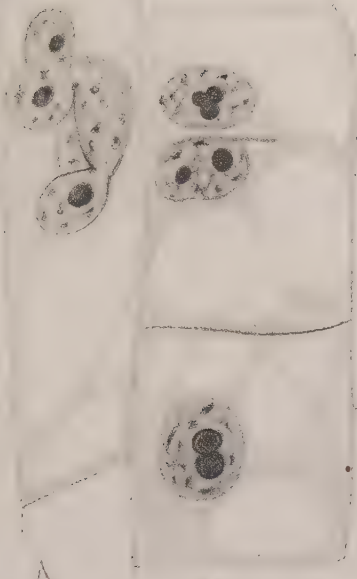

10.


11.


15.

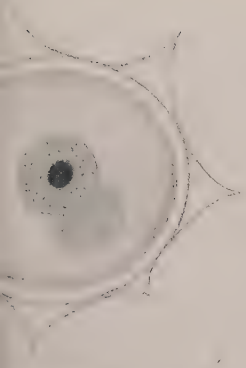
7.

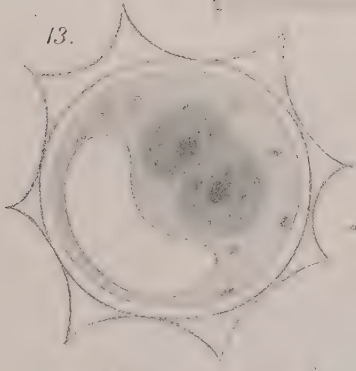
8.



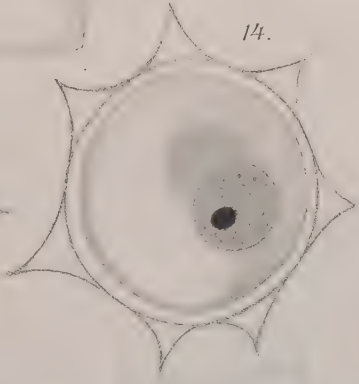
9.

13.





14.



17.

18.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig